

Berichte  
aus dem  
Institut für Meereskunde  
an der  
Universität Kiel  
Abteilung Meereszoologie

Nr. 185

DOI 10.3229/IFM\_BER\_185

ZUR LEBENSWEISE DES ANTARKTISCHEN UND DES NORDISCHEN KRILLS  
*EUPHAUSIA SUPERBA* UND *MEGANICTIPHANES NORVEGICA*

VERGLEICHENDE UNTERSUCHUNGEN DER HAUTUNGSPHYSIOLOGIE  
UND DES WACHSTUMS IM FREILAND UND LABOR

On the Way of Life of the Antarctic and the Northern Krill  
*Euphausia superba* and *Meganyctiphanes norvegica*.  
Comparative Investigations of Moults Physiology and Growth in the  
Field and the Laboratory

von

FRIEDRICH BUCHHOLZ

Institut für Meereskunde, Abteilung Meereszoologie,  
Düsternbrooker Weg 20, D 2300 Kiel

ISSN 0341-8561

**Habilitationsschrift**  
**Mathematisch-Naturwissenschaftliche Fakultät der**  
**Christian-Albrechts-Universität zu Kiel, 1987**

**Schlußbericht für das Projekt Bu 548/1-/1-3 im SPP**  
**"Antarktisforschung" der Deutschen Forschungsgemeinschaft**

**On the Way of Life of the Antarctic and the Northern Krill**  
**Euphausia superba and Meganyctiphanes norvegica**

**Comparative Investigations of Moulting Physiology and Growth in the**  
**Field and the Laboratory**

**PART I**

**The Stages of the Moulting Cycle**

1.) Regular histological changes in the integument and consistent changes in the titre of the moulting hormone could be attributed to distinct stages of the moulting cycle. A clear temporal correlation confirmed the physiological relevance of the staging system established.

2.) A possible "resting"-stage between post- and proecdysis was not found.

3.) Essentially unhindered motility during the phase of the actual moulting and the extremely fast ecdysis were interpreted as an adaptation to the pelagic way of life of the krill.

**PART II**

**Moulting and Growth in the Field**

**Moulting and Swarming:**

1.) For the first time, the state of moulting was analysed in relation to other characteristics in a large number (38) of separate krill swarms.

2.) Even swarms in close vicinity differed considerably concerning the state of moulting, total length and sex ratio. Swarms were not "physiological units" since animals migrated between them.

3.) In some swarms simultaneous mass moulting occurred. Possible mechanisms of moult synchrony were discussed.

4.) Moulting acted as a sorting mechanism within and/or between swarms.

5.) The high variability of krill swarms impedes correct assessment of krill stocks.

#### Moult and Growth Rates:

1.) In comparison with previous summer, autumn and winter catches, the moulting rate in the study was relatively high. Moulting rate depended on the availability of phytoplankton.

2.) Krill in the open sea continued moulting in winter, although at a slower rate.

3.) Taking the percentage of moult stages analysed and combining these with data gained in aquaria the seasonal growth of adolescent krill was assessed. Growth rates in summer were high and compared well to data in recent literature and to growth of other euphausiids of temperate regions.

4.) The plasticity of growth can lead to misinterpretation of length/frequency data and thus to incorrect assessment of krill production.

#### Moult and Sexual Maturation:

1.) Egg maturation as well as production of spermatophores caused reduction in the rate of moulting.

2.) Gravid females continued moulting. Mature males produced spermatophores constantly. A female sexual pheromone might have existed since moulting gravid females always were remated immediately and thus apparently attracted males.

### PART III

#### Moult and Growth in the Laboratory

1.) For the first time a system for long term maintenance of krill in aquaria was established which allowed measurement of positive growth in a large number of specimens under controlled conditions. The first moult in the laboratory always showed the greatest growth increment.

2.) The high growth rates in the laboratory agreed well with those of our and previous field investigations. "Abnormal" slow and predominantly negative growth, which was often reported in recent literature, was most probably caused by artifacts due to inadequate maintenance procedures. Even so, my own laboratory conditions could not be considered optimal for krill, which lives as a pelagic animal in the field.

3.) Moult synchrony was also observed in the laboratory.

4.) Moult frequency of krill was temperature dependent.

5.) Growth rates of euphausiids from different climates were comparable. Growth of the Antarctic krill did not match slow rates which would be expected in a polar species.

6.) Krill reacted very sensitively to experimental variation of the feeding regime in two respects: firstly, by varying its moult frequency (14-29 days), and secondly, by adjusting its growth increment at moult (-15 to 21%).

7.) If the latter behaviour is applied to the field, krill would be able to adapt flexibly to regional and seasonal changes in feeding conditions.

8.) The plasticity in krill growth can be interpreted as an adaptation to the pronounced patchy distribution and strong seasonality of the standing stocks of phytoplankton in Antarctic waters and thus for exploiting a highly variable and often unpredictable food supply.

9.) Krill grows fast, and in spite of being a planktonic organism, attains a large size. Its great body length enables fast swimming and thus facilitates location of rich phytoplankton patches. Favourable feeding conditions immediately initiate growth. Accordingly, size, swimming speed and flexible growth are mutually dependent.

#### PART IV

### Biochemistry and Physiology of the Moulting Cycle

#### Body Composition and Energy Metabolism

1.) In comparison to other crustaceans, the cessation of feeding around moulting was extremely short.

2.) The increase in dry mass, as a measure of tissue growth during the moulting cycle was small: Krill utilized the energy gained from feeding predominantly for growth in length and only to a lesser extent for mass increase.

3.) Moulting cycle-related storage of lipids and carbohydrates was minimal: these energy rich substances, were continuously utilized for fast growth in length and for the energy needed during constant active swimming.

4.) After completion of ecdysis, no further extension in body length, which might be caused by intersegmental growth, was observed.

5.) Elevated levels in glucose and amino sugars shortly prior to and after moult indicated a high rate of resorption of chitinous material from the "old" cuticle.

6.) High concentrations of ATP and high energy charge values corresponded to the high basal metabolism. Ecdysis itself did not cause a substantial additional energy drain. The moult-related metabolic strain, although small, resulted in increased ATP production and energy charge.

### Enzymes

1.) For the first time, chitinolytic activity was quantified in crustacean integuments in relation to moulting.

2.) The moult hormone controlled the production of chitin degrading enzymes.

3.) The activity cycle of the chitinolytic enzymes pointed to the occurrence of distinct phases of partial resorption of the old cuticle.

4.) The chitin-degrading enzymes and proteases were also active in the krill digestive tract in summer as well as in winter: chitin containing food of phyto- and zooplankton origin is thus digestable.

5.) In contrast to other crustacea, digestive enzyme activity was not reduced around moult, suggesting a high capacity to continuously utilize food sources including chitin. This property could be linked directly to the high energy need caused by the necessity of constant active swimming in both krill species.

## The Cuticle

1.) The dissected cuticle was well soluble in water on its inner side. Resorption of material prior to moult is thus facilitated.

2.) The structural and chemical properties of the krill cuticle were comparable to other crustacea. Few minerals, but a high content of protein and chitin accounted for a low density of the shell and thus helped to increase buoyancy.

3.) The reconstruction of the new cuticle after moult took place quickly. This corresponded to the high moult rate in summer.

4.) The function of fluoride remained unclear. Presumably, fluoride was partly bound to the organic portion of the cuticle.

5.) The rate of resorption was very high. Chitin and protein were resorbed, whereas the mineral portion including fluoride was lost with the moulted cast.

6.) In winter, the protein content of the krill cuticle was increased, indicating a possible function of the cuticle as an energy reservoir.

## Comparison of the Antarctic and the Northern Krill

Similarities predominate: Both species had high energy content, energy charge and high enzyme activity in the integument and digestive tract. Chemical and structural properties of the integument as well as high resorption rate were also comparable in both euphausiids.



# Inhaltsverzeichnis

|                  |   |
|------------------|---|
| EINLEITUNG ..... | 1 |
|------------------|---|

## TEIL I DIE STADIEN DES HÄUTUNGSZYKLUS

|                                                         |       |
|---------------------------------------------------------|-------|
| Problemstellung .....                                   | 5     |
| Material und Methoden .....                             | 7     |
| Ergebnisse .....                                        | 10    |
| - Bestimmung der Häutungsstadien .....                  | 10    |
| - Histologie der Häutungsstadien .....                  | 16    |
| - Der Titer des Häutungshormons im Häutungszyklus ..... | 17    |
| Abbildungen .....                                       | 18-22 |
| Diskussion .....                                        | 23    |
| Zusammenfassung .....                                   | 26    |

## Teil II HÄUTUNG UND WACHSTUM IM FREILAND

|                                                                                           |       |
|-------------------------------------------------------------------------------------------|-------|
| Problemstellung .....                                                                     | 27    |
| Material und Methoden .....                                                               | 31    |
| Ergebnisse .....                                                                          | 35    |
| - Schwarmstruktur .....                                                                   | 35    |
| - Häutungsaktivität und Ernährungszustand .....                                           | 38    |
| - Sexuelle Reifung .....                                                                  | 40    |
| Abbildungen .....                                                                         | 43-49 |
| Diskussion .....                                                                          | 50    |
| - Schwarmstruktur und Häutungssynchronie .....                                            | 50    |
| - Häutungsaktivität und Ernährungszustand .....                                           | 55    |
| - Stadienmuster und Häutungsfrequenz .....                                                | 58    |
| - Vergleich der aus verschiedenen<br>Freilandergebnissen errechneten Wachstumsraten ..... | 65    |
| - Sexuelle Reifung und Häutung .....                                                      | 71    |
| Zusammenfassung .....                                                                     | 74    |

## Teil III HÄUTUNG UND WACHSTUM IM AQUARIUM

|                                                                                            |       |
|--------------------------------------------------------------------------------------------|-------|
| Problemstellung .....                                                                      | 76    |
| Material und Methoden .....                                                                | 79    |
| Ergebnisse .....                                                                           | 85    |
| - Experimente im Durchflußsystem .....                                                     | 85    |
| - Experimente im geschlossenen System .....                                                | 86    |
| - Weitere Ergebnisse im Überblick .....                                                    | 86    |
| Abbildungen .....                                                                          | 91-97 |
| Diskussion .....                                                                           | 98    |
| - Das Krillwachstum im Aquarium und im Freiland .....                                      | 98    |
| - Häutungssynchronie im Aquarium .....                                                     | 100   |
| - Die Wachstumsparameter in Abhängigkeit von<br>Körpergröße und Hälterungstemperatur ..... | 102   |
| - Vergleich von Aquarienversuchen .....                                                    | 103   |
| - Vergleich des Krillwachstums<br>mit dem anderer Crustaceen .....                         | 109   |
| Zusammenfassung .....                                                                      | 115   |

## Teil IV BIOCHEMISCHE UND PHYSIOLOGISCHE ABLÄUFE IM HÄUTUNGSZYKLUS

|                                                                                                                                       |         |
|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|---------|
| Problemstellung                                                                                                                       | 116     |
| Material und Methoden                                                                                                                 | 119     |
| Ergebnisse                                                                                                                            | 135     |
| - Nahrungsaufnahme und Gewebewachstum                                                                                                 | 135     |
| - Intersegmentales Wachstum                                                                                                           | 139     |
| - Die stofflichen Veränderungen in den Organen                                                                                        | 140     |
| - Der Gehalt an Adenosinnukleotiden und die Energiesättigung                                                                          | 146     |
| - Chitinolytische Enzyme und Proteasen im Integument und im Verdauungstrakt in Abhängigkeit vom Häutungszyklus und von der Jahreszeit | 150     |
| - Der Stoffbestand der Kutikula in Abhängigkeit vom Häutungszyklus und von der Jahreszeit                                             | 155     |
| Abbildungen                                                                                                                           | 164-188 |
| Diskussion                                                                                                                            | 189     |
| - Nahrungsaufnahme und Gewebewachstum                                                                                                 | 189     |
| - Intersegmentales Wachstum                                                                                                           | 194     |
| - Die stofflichen Veränderungen in den Organen                                                                                        | 195     |
| - Der Gehalt an Adenosinnukleotiden und die Energiesättigung                                                                          | 202     |
| - Chitinolytische Enzyme und Proteasen im Integument in Abhängigkeit vom Häutungszyklus und von der Jahreszeit                        | 206     |
| - Chitinolytische Enzyme und Proteasen im Verdauungstrakt in Abhängigkeit vom Häutungszyklus und von der Jahreszeit                   | 210     |
| - Der Stoffbestand der Kutikula in Abhängigkeit vom Häutungszyklus und von der Jahreszeit                                             | 214     |
| Zusammenfassung                                                                                                                       | 224     |

|                    |     |
|--------------------|-----|
| SCHLUSSBETRACHTUNG | 226 |
|--------------------|-----|

|                      |     |
|----------------------|-----|
| LITERATURVERZEICHNIS | 234 |
| DANKSAGUNG           | 246 |
| KLAPPTAFEL           | 247 |

## Einleitung

Das Wort "Krill" ist in den letzten Jahren in den allgemeinen Sprachgebrauch als Synonym für die Krebsgruppe der Euphausiiden übergegangen. Es stammt aus dem Norwegischen und bedeutete ursprünglich "Walnahrung", stand also für alle Organismen, die von Bartenwalen aus dem Wasser gefiltert werden. In den Gewässern des Nordatlantiks gehört dazu vor allem der nordische Krill, Meganyctiphanes norvegica. Im polaren Ringozean der Antarktis ernähren sich die dort weidenden Bartenwale fast ausschließlich von Euphausia superba, dem in den südlichen Polargewässern endemischen, antarktischen Krill.

Daß Bartenwale sich auf Krill spezialisieren konnten, liegt darin begründet, daß die Euphausiiden in der Mehrzahl ausgesprochene Schwarmtiere sind. Nur so ist der Wal in der Lage, in angemessener Zeit genügend Nahrung zu finden.

Vor allem Euphausia superba kommt in solch riesigen Mengen vor, daß auch der Mensch eine Nutzung der Bestände in Betracht gezogen hat. Besonders diese Tatsache hat den antarktischen Krill in letzter Zeit in das öffentliche Interesse gerückt.

Allgemein weniger bekannt ist, daß Euphausia superba eine Schlüsselstellung im marinen, antarktischen Nahrungsgefüge einnimmt: fast alle Tiere, benthische wie pelagische Wirbellose, Fische, Pinguine, Robben und Wale sind vom Krill als Nährtier direkt oder indirekt abhängig. Die modernen Fischereimethoden sind jedoch bereits so effizient, daß marine Bestände sehr schnell dezimiert werden können. Ein Raubbau hätte wegen der zentralen Position des Krills im Ökosystem Antarktis besonders tiefgreifende Folgen.

Leider stehen bisher nur unsichere Produktionsangaben zur Verfügung: Sie reichen von 50 bis über 500 Mio Tonnen Krill pro Jahr (Hempel 1970, Everson 1977). Aus der umfassenden fischereibiologischen Arbeit von Siegel (1986) geht hervor, daß seitdem grobe Abschätzungen weiterhin die Regel sind. Es besteht

also bis heute keine klare wissenschaftliche Grundlage für eine kontrollierte Krillnutzung (s. auch Kock 1985). Zudem mangelt es aber auch an grundlegenden Kenntnissen über die Lebensweise des antarktischen Krills im polaren Pelagial.

Der Wissenstand der allgemeinen Biologie der Euphausiiden wird in den umfangreichen Abhandlungen von Mauchline und Fisher (1969 und 1980) zusammengefaßt, der Anteil physiologischer Ergebnisse ist in diesem Werk jedoch gering. So weist besonders ein Übersichtsartikel von Clarke und Morris (1983) eher auf zahlreiche bestehende Lücken als auf ein fundiertes Wissen in der Krillphysiologie hin. Lediglich die Arbeit von Kils (1979) zeichnet ein geschlossenes Bild der Energiebilanz des Schwimmens: Der Autor zeigt, daß Euphausia superba einen für ein polares Tier sehr hohen Energieverbrauch aufweist, dafür aber so hohe Beweglichkeit besitzt, daß Krill eher dem Nekton als traditioneller Weise dem Plankton zugeordnet werden sollte. Über Zusammenhänge zwischen Häutungsphysiologie und Wachstum gibt es bisher keine Angaben.

Allgemeines Ziel der vorliegenden Arbeit ist es deshalb, grundlegende Lebensdaten des antarktischen Krills zu gewinnen. Dazu gehören als wesentliche Bereiche Häutung und Wachstum. Enge Wechselbeziehungen ergeben sich daraus zum Schwarmverhalten, zur Ernährungs- und Fortpflanzungsphysiologie sowie zum Energiestoffwechsel.

Voraussetzung für eingehende häutungsphysiologische Untersuchungen ist es, die Häutungsphasen beschreiben zu können, denn die eigentliche Häutung, die sogenannte Ecdysis, ist kein singulärer Vorgang, sondern wird langfristig vorbereitet: Tiefgreifende physiologische Veränderungen laufen während des Zeitintervalls zwischen den Häutungen ab. Gesetzmäßigkeiten dieser Vorgänge sind nur dann erkennbar, wenn es gelingt, den Häutungszyklus in genügend viele distinkte Abschnitte zu unterteilen. Grundlage der Untersuchungen ist deshalb das bereits veröffentlichte Häutungsstadiensystem für den Krill (Buchholz 1982), das sich auf morphologische Kriterien stützt. In der vorliegenden Arbeit wird das System vervollständigt und im ersten Teil vorgestellt. Es stellt zudem eine methodische Klammer der folgenden

Teile dar:

Das ursprünglich von Drach (1939) an brachyuren Krebsen entwickelte Stadiensystem wurde bisher vorwiegend für Laboranalysen eingesetzt. Hier wird es dahingehend modifiziert, daß auch das Häutungsgeschehen in Krillschwärmen im Freiland vom Schiff aus verfolgt werden kann. Solche Freilanduntersuchungen werden im zweiten Teil der Arbeit erörtert: Mit Hilfe der neuartigen Methodik können anhand großer Stichprobenzahlen Massenhäutungen erkannt und Aussagen zur Häutungsfrequenz im Schwarmzusammenhang getroffen werden. Das Muster der Häutungsstadien dient dazu, Fragen über den Einfluß von Wanderung, Nahrungsaufnahme und Fortpflanzung auf die Wachstumsvorgänge im Freiland zu beantworten. Im Vergleich von Proben aus verschiedenen Jahreszeiten, vor allem aber auch aus Winterfängen, wird der Versuch unternommen, das saisonale Wachstum abzuschätzen.

Die in Teil III der Arbeit beschriebenen Aquariexperimente ergänzen die Freilanduntersuchungen. Unter kontrollierten Bedingungen können zusätzliche Erkenntnisse über Häutung und Wachstum des Krills gewonnen werden. Die Labordaten sollen sodann mit den Freilanddaten aus Teil II verglichen werden und daraus punktuell das Wachstum und jahreszeitliche Wachstumsstrategien des adoleszenten Krills charakterisiert, weniger aber allgemeine Modellrechnungen des Krillwachstums abgeleitet werden.

Im vierten Teil der Arbeit werden mit biochemischen Methoden erstmals die physiologischen Bedingungen des Häutungswachstums des Krills eingehend untersucht. Es sind dies die internen Faktoren, die den Ablauf der Häutungszyklen bestimmen. Dabei stehen endogene Prozesse, wie das Gewebewachstum und die stoffliche Fluktuation zwischen den verschiedenen Körperkompartimenten im Vordergrund, so daß auch auf die Intensität des Stoffwechsels geschlossen werden kann.

Der Ansatz, Untersuchungen von Häutung und Wachstum im Freiland mit solchen im Aquarium und mit der Biochemie des Häutungszyklus zu verknüpfen, wird um einen Vergleich des antarktischen Krills mit der borealen Euphausiide M.norvegica erweitert. Hierzu ist eine Population des nordischen Krills im Kattegat langjährig untersucht worden (Boysen und Buchholz 1984;

Buchholz 1985; Adelung et al. 1987; Buchholz und Prado-Fiedler 1987; Spindler und Buchholz 1987). Die Gegenüberstellung der verwandten Arten aus verschiedenen Klimazonen läßt es zu, besondere polare Anpassungen des antarktischen Krills zu erkennen. Immer wenn genügend Material zur Verfügung stand, wird in den einzelnen Teilen der Arbeit dieser Aspekt berücksichtigt.

Abgesehen von diesem Vergleich innerhalb der Ordnung der Euphausiacea konnten die häutungsphysiologischen Ergebnisse, die an den pelagisch lebenden Tieren gewonnen wurden, mit Befunden an einem benthischen, brachyuren Krebs verglichen werden. Die umfangreichen Arbeiten von Adelung (1971) an Carcinus maenas bildeten hierfür die Basis. Auch eigene häutungsphysiologische Untersuchungen an der Strandkrabbe lagen vor (Buchholz und Adelung 1979; Buchholz 1980, 1980b, 1981). Im Hinblick auf die Häutungsprozesse, konnten so typisch pelagisch geprägte Anpassungen des Krills beurteilt werden.

Darüberhinaus ergaben sich im Zusammenhang mit einer breiten Literatur der Crustaceenphysiologie zahlreiche Hinweise für weitergehende Betrachtungen über Lebensstrategien des Krills.

Aus naheliegenden logistischen Gründen kann Antarktisforschung nur auf kooperativer Basis stattfinden. Das internationale Forschungsprogramm BIOMASS (Anonymus 1977) stellte einen für das eigene, von der DFG dankenswerter Weise finanzierte, Projekt sehr förderlichen Rahmen dar. Auch das Alfred-Wegener-Institut für Polar- und Meeresforschung sorgte für wesentliche Unterstützung. Auf diese Weise konnten vier Antarktisexpeditionen, zwei an Bord der Forschungsschiffe "Meteor" und "Polarstern", und zwei Gastaufenthalte auf der polnischen Antarktisstation "H. Arctowski" realisiert werden.

## Teil I

### Die Stadien des Häutungszyklus

#### PROBLEMSTELLUNG

Das Wachstum der Crustaceen ist an Häutungen ihres starren Außenskeletts gebunden. Anders als bei den meisten Insekten, sind Metamorphosehäutungen und Wachstumshäutungen weitgehend entkoppelt: Die größere Zahl der Häutungen schließt sich an die letzte larvale Gestaltsänderung an. Auf diese Weise ergibt sich eine, je nach Krebsart verschieden große Zahl von annähernd identischen Häutungszyklen, die gekennzeichnet sind von weitgreifenden Umschichtungen des allgemeinen Stoffbestandes und morphologischen Veränderungen, vor allem in der Kutikula (Passano 1960, Adelung 1971; s. Teil IV der Arbeit). Anatomische Veränderungen betreffen allein die Neubildung der Geschlechtsapparate, die über mehrere Häutungszyklen verläuft. Häutungsverzögernd wirkt meist die Produktion der Geschlechtsprodukte (Hartnoll 1985; s. Teil II).

Um die häutungsgekoppelten Prozesse im Detail untersuchen zu können, ist es notwendig, Kriterien zur Einteilung des Häutungszyklus in definierte Stadien zu finden. Darüberhinaus kann, wenn die mittlere Häutungsintervalldauer bekannt ist, der Eintritt der Häutung im engeren Sinne, der Ecdysis, anhand eines Stadiensystems relativ genau vorausgesagt werden (vergl. Teil III). Auf diese Weise kann auch Aufschluß über Wachstumsraten individueller Tiere gewonnen werden, unter bestimmten Voraussetzungen auch von Tierpopulationen, z.B. in Schwärmen (Buchholz 1982 und 1985, sowie Teil II).

Das am weitesten verbreitete Stadiensystem wurde 1939 von Drach veröffentlicht. Es erfaßt makroskopische Veränderungen der Kutikula und die mikroskopische Entwicklung von Borstenanhängen. Dieses System wurde erweitert und generalisiert von Tchernigovtzeff (1965) und Drach und Tchernigovtzeff (1967). Andere Autoren

benutzten Drachs ursprüngliche Nomenklatur, aber stellten abweichende Kriterien und Beschreibungen auf (Zus.fassg. in Van Herp und Béllon-Humbert, 1978). Das Drach-System ist generell auf Euphausiiden gut anwendbar. Aus Vergleichsgründen wurden daher die Definitionen von Drach und Tchernigovtzeff (1967) so weit wie möglich übernommen. Allerdings zeigen die Euphausiiden einige Abweichungen und Besonderheiten, sodaß das ursprüngliche Schema modifiziert werden mußte (Buchholz 1982).

Da die Drachsche Methode einigen Interpretationsspielraum zuläßt, wird das ursprünglich aufgestellte System (Buchholz 1982) hier noch durch weitere Kriterien ergänzt und durch eine zusätzliche histologische Untersuchung der Vorgänge im Integument abgesichert.

Die Bestimmung des sich regelmäßig verändernden Titors des Häutungshormons Ecdyson (Karlson und Skinner, 1960) mit Hilfe des sehr empfindlichen Radioimmuntests kann ebenfalls dazu dienen, die internen Häutungsvorbereitungen genauer zu beurteilen. Die hier vorgelegte Titerkurve demonstriert darüber hinaus die Zuverlässigkeit des morphologischen Systems.

Weiterhin konnte den Stadien ein enges Zeitraster unterlegt werden. Vorläufige Ergebnisse dazu lagen bereits aus einer Vorstudie in Zusammenarbeit mit Morris und Keck (1984) vor.

Die gründliche Absicherung des Stadiensystems ist gleichbedeutend mit einer soliden Grundlage, sowohl für Untersuchungen des Krills im Schwarmzusammenhang im Freiland (Teil II), als auch der physiologischen Bedingungen von Häutung und Wachstum (Aquarienversuche, Teil III) und biochemischer Gegebenheiten (Teil IV). Zur ständigen Referenz ist eine Klapptafel mit dem Stadiensystem auf Seite 249 der Arbeit beigelegt.



## MATERIAL UND METHODEN

### Stadienbestimmung:

Zur Bestimmung der Häutungsstadien nach Buchholz (1982) werden nur lebende Tiere verwendet. Zuerst wird die Härte der Kutikula mit Hilfe einer feinen Pinzette, vor allem an den Rändern des Carapax, getestet. Sodann werden die äußeren Uropoden des Schwanzfächers abgetrennt und unter dem Mikroskop analysiert (Zeiss Photomikr. III, Vergr. 100 - 500x). Zur Standardisierung der Kriterien dient eine umfangreiche photographische Dokumentation der einzelnen Stadien.

### Histologie:

Zu einem bestimmten Zeitpunkt nach der Häutung im Aquarium (s.u., Stadien/Zeitserie) wurde das Häutungsstadium bestimmt und am lebenden Tier das 6. Abdominalsegment abgetrennt, schnell in 6.25% Glutaraldehyd in 0.15 M Phosphatpuffer gebracht und später in Kiel weiter für die Elektronenmikroskopie aufgearbeitet (Buchholz, C. et al. 1987). Fünfte Abdominalsegmente und einige ganze Tiere wurden in Bouins Gemisch fixiert und nach konventioneller Aufarbeitung für histologische und histochemische Untersuchungen verwendet.

### Hormontiter:

Die Ecdysonkonzentration wurde in Hämolymphe-Proben bestimmt. Die Hämolymphe wurde mit Hilfe einer 50 µl Hamilton - Spritze aus der Cardia-Region lebender Tiere abgezogen. Nur klare Flüssigkeit wurde verwendet und einzeln in Eppendorf-Hütchen auf -80 °C eingefroren.

Zur Bestimmung wurden 2x 10 µl Hämolymphe mit 500 µl 80%-Methanol extrahiert und der Überstand nach Abzentrifugieren (10 min, 5000 UpM) in Eppendorf-Hütchen eingedampft. Nach 18-stündiger Inkubation bei 4 °C mit <sup>3</sup>H-Ecdyson und Antiserum (H#3, Goodwin 1977) wurden die Proteine mit Ammoniumsulfat gefällt und der Niederschlag in 1ml RIAFLUOR für 10 min im Szintillationsgerät

gemessen. Quantifiziert wurde, wie allgemein üblich, anhand einer Eichkurve mit Ecdyson, sodaß die Ergebnisse in Ecdyson-Äquivalenten (ng/ml Hämolymphe) angegeben wurden, obwohl das vorherrschende Ecdyson in Crustaceen 20-OH-Ecdyson ist (Chang et al. 1976). Detailliert ist diese Methode und ihre Standardisierung in Buchholz (1980) beschrieben.

#### Stadien-Zeit-Serie:

Die zeitliche Bestimmung der einzelnen Stadien wurde im Rahmen der Hälterungsversuche, die in Teil III ausführlich beschrieben sind, vorgenommen. Hierbei handelte es sich in jedem Fall um gefütterte Tiere, die aus beiden Hälterungssystemen entnommen wurden.

Die Häutungsstadien wurden nach festgelegten Zeitintervallen anschließend an die letzte Häutung analysiert und zwar nach 8, 12, 24, 36, 48 und 72 Stunden. Danach wurden die Stadien in Abständen von 12 Stunden bestimmt. An jedem Tier konnte nur eine Bestimmung vorgenommen werden, da der Schwanzfächer jeweils abgetrennt werden mußte. Für E. superba liegen 171 Datenpunkte vor, für M. norvegica 72.

Die Abb.I.1 (S. 18) faßt sämtliche Datenpunkte für E. superba zusammen. Die Dauer der Stadien wurde folgendermaßen bestimmt:

Für die einzelnen Unterstadien wurde die nach den Häutungen abgelaufene Zeit gemittelt und als Stadienmitte definiert (s. Abb. I.1). Sodann wurde wiederum der Mittelwert zwischen benachbarten Stadienmitten berechnet. Auf diese Weise ergaben sich die zeitlichen Stadiengrenzen. Zwischen diesen Stadiengrenzen wurde das Intervall in Tagen als Zeitdauer des betreffenden Stadiums errechnet. Bezogen auf das durchschnittliche Gesamtintervall des Häutungszyklus von 16.35 Tagen, wurde sodann der prozentuale Anteil der Unterstadien am Gesamtzyklus bestimmt.

Ein Überblick aller Stadien ist in Tab. I.1 gegeben.

Tab. I.1

Zeitskala der Häutungsstadien

| Stadium                    | E   | A-  | A   | A+  | BC-  | BC  | BC+ | Do  | Do+ | D1'  | D1''  | D1'''/D2- | D2   | D2+   | D3-4- | D3-4    | D3-4+/E |
|----------------------------|-----|-----|-----|-----|------|-----|-----|-----|-----|------|-------|-----------|------|-------|-------|---------|---------|
| Mittleres<br>Intervall [d] | .4  | .8  | 1.0 | 1.7 | 4.2  | 5.1 | 6.0 | 7.7 | 9.2 | 9.5  | 9.7   | 12.0      | 13.8 | 15.1  | 15.5  | 16.4    |         |
| Stadien-<br>grenzen [d]    | .5  | .9  | 1.4 | 3.0 | 4.7  | 5.6 | 6.9 | 8.5 | 9.4 | 9.6  | 10.9  | 12.9      | 14.7 | 15.3  | 15.9  |         |         |
| Stadiendauer<br>[d]        | .6  | .3  | .5  | 1.6 | 1.7  | .9  | 1.3 | 1.6 | .9  | .2   | 1.3   | 2.0       | 1.8  | .6    | .6    | .5      |         |
| Stadiendauer<br>[%]        | 3.7 | 1.8 | 3.1 | 9.8 | 10.4 | 5.5 | 8.0 | 9.8 | 5.5 | 1.2  | 8.0   | 12.0      | 11.0 | 3.7   | 3.7   | 3.1     |         |
| Stadium                    | A-  | A   | A+  | BC- | BC   | BC+ | Do  | Do+ | D1' | D1'' | D1''' | D2        | D2+  | D3-4- | D3-4  | D3-4+/E |         |

## ERGEBNISSE

Die Abbildungen zu den Ergebnissen sind auf S. 19 - 22 zu finden.

### Bestimmung der Häutungsstadien

Zunächst soll ein Überblick über die Kriterien der Stadienbestimmung gegeben werden. Anschließend werden die neu erarbeiteten Ergebnisse aufgeführt.

Zur Orientierung ist das distale Ende eines Uropoden in Abb. I.2, s.S. 19, dargestellt. Ein schematischer Überblick einer sich entwickelnden Borste wird in Abb. I.3 gegeben (aus Buchholz 1982). Die Spitze der neuen Borste reicht mit etwa einem Drittel ihrer Länge in die alte hinein. Eine solche Struktur findet sich m.W. nur bei den untersuchten Euphausiiden. Bei anderen Krebsen bildet sich die Spitze der neuen Seta an der Ebene der von der Kutikula abgelösten Epidermis oder unmittelbar darüber (Drach und Tchernigovtzeff 1967). In diesem Fall ist die Differenzierung der feineren Details schwierig. Bei den Euphausiiden kann jedoch die Borstenentwicklung innerhalb der Scheide der alten Seta leicht beurteilt werden. Diese Tatsache verkürzt die Bestimmungszeit erheblich.

Nach Drach (loc. cit.) wird der Häutungszyklus in fünf Hauptstadien A-E eingeteilt und umfaßt folgende Phasen:

|              |             |                                                                      |
|--------------|-------------|----------------------------------------------------------------------|
| Postecdysis: | A<br>B<br>C | Verfestigung und Komplettierung<br>der Schichtenzahl der<br>Kutikula |
| Proecdysis:  | D           | Bildung der neuen Kutikula,<br>Setogenese                            |
| Ecdysis:     | E           | Eigentliche Häutung                                                  |

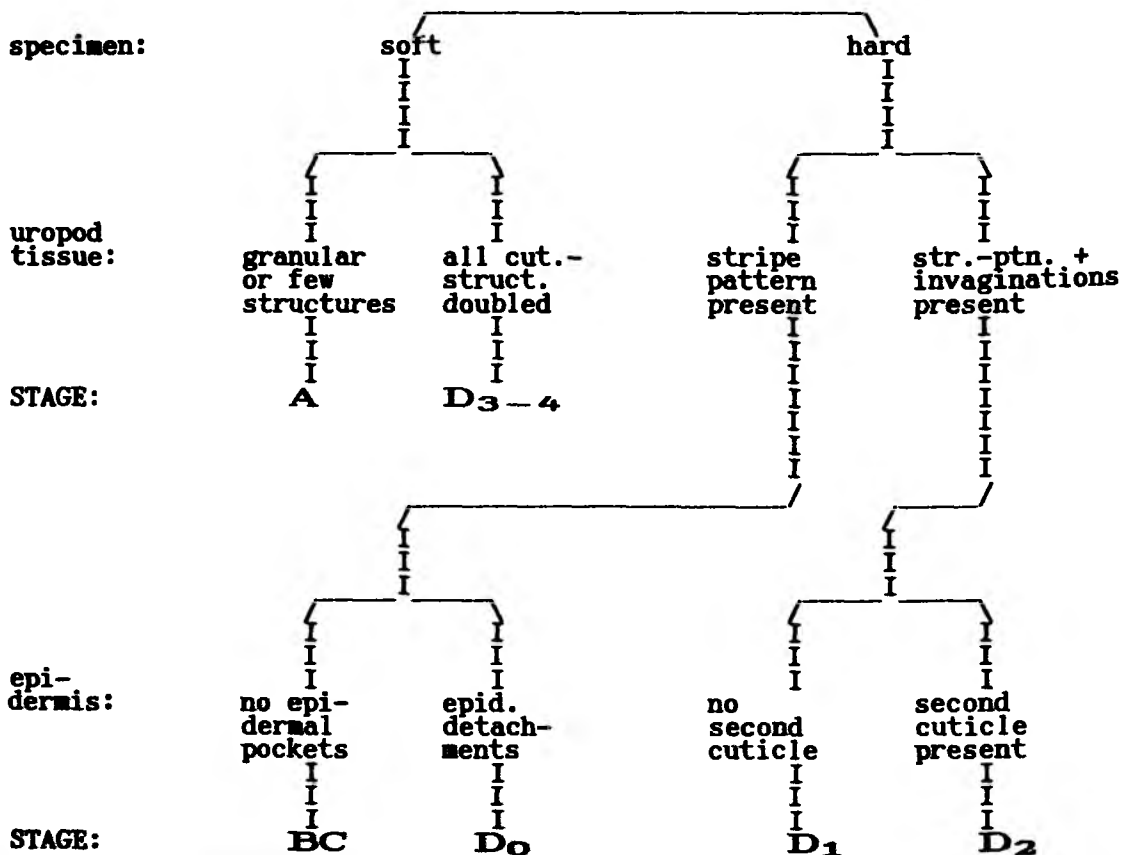
Die folgende Detailbeschreibung ergänzt das für Euphausiiden geltende, bereits veröffentlichte System:

Tab. I.2 Die Stadien des Häutungszyklus

| Stadium            | Beschreibung                                                                                                                                                                                                           | Dauer in Prozent<br>des Gesamtzyklus |
|--------------------|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|--------------------------------------|
| A-                 | Kutikula (KUT) nur dünnes Häutchen, Tier hat außerhalb des Wassers keinen Halt in sich. Uropodengewebe (UPG) unstrukturiert                                                                                            | 3.7                                  |
| A                  | Die KUT beginnt sich zu verfestigen, UPG unstrukturiert, Borsteninhalt (BST): grob granulär                                                                                                                            | 1.8                                  |
| A+                 | KUT zunehmend fest, UPG: beginnendes Streifenmuster, BST zunehmend fein granulär                                                                                                                                       | 3.1                                  |
| BC-                | KUT an den Vorderkanten des Carapax und an den Seitenplatten des Abdomens noch leicht verformbar, UPG: charakteristisches Streifenmuster voll ausgebildet, BST: noch im proximalen Bereich leicht granulär, sonst klar | 9.8                                  |
| BC                 | KUT vollständig hart, UPG: Streifenmuster vollständig, BST klar, keine Epidermisablösungen                                                                                                                             | 10.4                                 |
| BC+                | Distal beginnende Ablösung der Epidermis an der Borstenbasis (Hämolymphlakunen)                                                                                                                                        | 5.5                                  |
| D <sub>0</sub>     | Epid. vollständig von der Kutikula abgelöst (=Apolyse)                                                                                                                                                                 | 8.0                                  |
| D <sub>0</sub> +   | Distal beginnende Einstülpung ("Invagination") der Epid. an der Borstenbasis (s.u.)                                                                                                                                    | 9.8                                  |
| D <sub>1</sub> '   | Die Epid. stülpt sich ringförmig an der Borstenbasis in das Uropodengewebe ein (s. Abb. I.3).                                                                                                                          | 5.5                                  |
| D <sub>1</sub> ''  | In diesem und den folgenden Stadien differenziert sich die eingestülpte neue Borste (vergl. Buchholz 1982)                                                                                                             | 1.2                                  |
| D <sub>1</sub> ''' | s.o.                                                                                                                                                                                                                   | 8.0                                  |
| D <sub>2</sub>     | s.o. Die neue Borste trägt eine Kutikula. Das Tier ist häutungsbereit                                                                                                                                                  | 12.2                                 |
| D <sub>2</sub> +   | KUT an Borsten und Sekundärborsten deutlich verdickt und klar hervortretend. Tier noch hart                                                                                                                            | 11.0                                 |
| D <sub>3-4</sub> - | Wie D <sub>2</sub> . Tier beginnt weich zu werden (= BC-)                                                                                                                                                              | 3.7                                  |
| D <sub>3-4</sub>   | Tier deutlich weich                                                                                                                                                                                                    | 3.7                                  |
| D <sub>3-4</sub> + | Tier hat außerhalb des Wassers keinen Halt in sich. Die alte KUT kann mit einer Pinzette leicht von der neuen gelöst werden                                                                                            | 3.1                                  |
| E                  | Ecdysis: das Tier häutet sich innerhalb von 10 bis 20 Sekunden                                                                                                                                                         | —                                    |

Die Gesamtzahl der Stadien, die dazu verwendet werden, den Häutungszyklus zu unterteilen, richtete sich nach der Art der Untersuchung. In Feldanalysen der Häutungsaktivität genügt die Unterteilung in 6 Hauptstadien: A - BC - D<sub>1</sub> - D<sub>2</sub> - D<sub>3-4</sub>. Hierzu wurde ein Bestimmungsschlüssel entworfen, der außer in der vorliegenden Arbeit (Teil II) auch bereits von britischen und amerikanischen Kollegen übernommen wurde (Morris 1985, Quetin und Morris, in Vorbereitung):

Tab. I.3 Bestimmungsschlüssel der Häutungsstadien für Feldstudien



## Frostmaterial:

Wie bereits dargestellt, eignet sich die beschriebene Methode nur zur Bestimmung der Häutungsstadien von lebenden Krebsen. In der Praxis ist es jedoch schwierig, bei umfangreichen Fängen, diese Bestimmung bei einer großen Zahl von Tieren hinreichend schnell durchzuführen. Dabei muß berücksichtigt werden, daß der Krill beim Fang leicht beschädigt wird und dies in der Regel schnell zum Tod und rascher Zersetzung führt. Als Ausweg bietet sich ein sofortiges Schockgefrieren der Tiere mit späterer Analyse an.

Jedoch werden durch den Gefriervorgang, aber auch durch andere Konservierungsmethoden die Feinstrukturen im Uropodengewebe, die zur Detailbestimmung dienen, verändert oder zerstört (Buchholz 1982). Aufgrund langer Erfahrung und einem direkten Vergleich von Tieren, die vor und nach dem Einfrieren stadienbestimmt wurden, konnte aber ein modifiziertes System erarbeitet werden, das auch eine Stadienanalyse an Frostmaterial zuläßt. Den entsprechenden Bestimmungsschlüssel zeigt Tab. I.4.

Das Stadium  $D_0$  konnte nicht mit Sicherheit bestimmt werden. Der Grund dafür ist, daß dieses Stadium den Beginn der Proecdysisphase markiert und durch die Ablösung der Epidermis von der Kutikula charakterisiert ist. Dieser Vorgang wird als Apolyse bezeichnet (Drach und Tchernigovtzeff 1966). Durch den Gefrier- und Auftauvorgang kann der so entstandene Spaltraum zwischen Epidermis und Kutikula durch mechanische Einwirkung wieder zugeschoben sein. Dadurch ist eine einwandfreie Analyse nicht möglich. Das auf  $D_0$  folgende Stadium  $D_1$  ist jedoch eindeutig bestimmbar, und zwar kenntlich durch die bereits fortgeschrittene Strukturierung in Form von Einsenkungen der Epidermis in das tiefer gelegene Gewebe. Aus diesem Grund mußte das Stadium  $D_0$  mit BC, dem vorangegangenen, vereinigt werden und erscheint daher in den Analysen des Frostmaterials nicht als eigenes Stadium.

Wurden Frostproben mit Proben aus Frischmaterial verglichen, so wurde in den letzteren der Prozentsatz des Stadiums  $D_0$  je zur Hälfte dem Stadium "Postmoult" und Premoult" zugeschlagen. Dieses Vorgehen ist berechtigt, da als Stadiengrenze bei der Berechnung von Tab. I.4 und I.5 (s.u.) die zeitliche Mitte zwischen BC und  $D_1$

definiert worden war (s. auch Mat. und Meth.).

Auch das Stadium D<sub>1</sub> kann durch den Verlust von Feinstrukturen im Frostmaterial nicht so weit unterteilt werden wie es bei der Analyse von Lebendmaterial möglich war.

Tab. I.4 Bestimmungstabelle für Frostmaterial

| Haupt-<br>stadien | Detaill.<br>Stadien                                          | Zustand d.<br>Kutikula                           | Häutungsphase                         | Dauer in % d.<br>Gesamtzyklus |
|-------------------|--------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------|---------------------------------------|-------------------------------|
| =====             |                                                              |                                                  |                                       |                               |
| A                 | A-<br>A<br>A+                                                | Kut. weich,<br>härtend                           | Frühe<br>Postecdysis                  | 8                             |
| -----             |                                                              |                                                  |                                       |                               |
| BC                | BC                                                           | Kut. hart                                        | Späte<br>Postecdysis                  | 33                            |
| -----             |                                                              |                                                  |                                       |                               |
| D <sub>1</sub>    | D <sub>1</sub><br>D <sub>1</sub> +                           | Beginnende<br>Borstendif-<br>ferenzierg.         | Frühe<br>Proecdysis                   | 18                            |
| -----             |                                                              |                                                  |                                       |                               |
| D <sub>2</sub>    | D <sub>2</sub><br>D <sub>2</sub> +                           | Kut.<br>verdoppelt                               | Späte<br>Proecdysis                   | 29                            |
| -----             |                                                              |                                                  |                                       |                               |
| D <sub>3</sub>    | D <sub>3-4</sub> -<br>D <sub>3-4</sub><br>D <sub>3-4</sub> + | Kut.<br>verdoppelt,<br>wieder zu-<br>nehm. weich | Unmittelbare<br>Vorhäutungs-<br>phase | 11                            |



## Hauptstadien für den Vergleich der Feldstudien:

Eine weitere Vereinfachung der Stadieneinteilung erfordert der statistische Vergleich der Häutungsaktivitäten aus verschiedenen Freilandstudien (Teil II). Das in den Abbildungen als "Häutung" oder englisch "Moult" bezeichnete Stadium schließt die Hauptstadien A und D<sub>3-4</sub> ein. Diese Zusammenfassung ist sinnvoll, da die Tiere in diesen beiden Stadien unmittelbar vor oder nach dem Prozess der eigentlichen Häutung (Ecdysis) stehen.

"Moult=Häutung" wurde "Postmoult=Postecdysis", geltend für das Stadium BC bis D<sub>0</sub> und "Premoult=Proecdysis" für die Stadien D<sub>1</sub>' bis D<sub>2</sub>+, gegenübergestellt.

Tab. I.5 Hauptstadien für den Vergleich der Feldstudien

---

| Bezeichnung | Unterstadien                      | Dauer in % d.<br>Gesamtzyklus |
|-------------|-----------------------------------|-------------------------------|
| =====       |                                   |                               |
| "Moult"     | D <sub>3-4</sub> , A              | 20                            |
| "Postmoult" | BC - D <sub>0</sub>               | 33                            |
| "Premoult"  | D <sub>1</sub> - D <sub>2</sub> + | 48                            |

---

Das sehr wichtige Stadium E = Ecdysis ist nur sehr kurz und daher schwer im Aquarium zu erfassen, es dauert nur 10 - 20 Sekunden. Der Häutungsakt verläuft folgendermaßen: Der Verdauungstrakt ist wenige Stunden vor der Häutung weitgehend entleert worden. Sonst deuten aber keinerlei Verhaltensänderungen auf die bevorstehende Ecdysis hin. Das Tier scheint vor allem in seiner Schwimmfähigkeit völlig unbehindert zu sein. Die Häutung beginnt im Bereich des Carapax, der sich im cranialen Bereich löst und nach oben wegklappt. Gleichzeitig werden die Antennen stark nach unten abgewinkelt. Sodann zieht das Tier durch ruckartige

Bewegungen Fangkorb und Antennen aus der alten Kutikula. Anschließend wird durch heftiges Schwanzschlagen die Abdominalkutikula geradezu weggeschleudert. Auch bei diesem Vorgang ist das Tier voll beweglich und schwimmt danach nicht erkennbar langsamer. Bereits nach ca. 4 Stunden beginnt es wieder mit der Nahrungsaufnahme. Der Carapax bleibt am Abdominalteil der Exuvie haften, die im Aquarium schnell zu Boden sinkt. Die Exuvie wird, unter Aquarienbedingungen, im Regelfall nicht angefressen.

### Histologie der Häutungsstadien

In Abb. I.4, s.S. 19, ist ein Überblick über die Ultrastruktur der Krillkutikula im Stadium der späten Proecdysis (D<sub>2</sub>) gegeben. Deutlich wird die Aufteilung in Epi-, Exo- und Endokutikula. Die sog. "membraneous layer", die bei anderen Krebsen zwischen Kutikula und Epidermis vermittelt (Buchholz, C. et al 1987), fehlt bei den Euphausiiden, zumindest der Sommerfänge. In der Abbildung sind zwischen der Endokutikula und der Epidermis aber bereits die sich neu entwickelnden Epi- und Exokutikeln, in Vorbereitung der nächsten Häutung, angelegt. Darunter folgt erst die Epidermis, das Organ der Kutikelsekretion.

Die dynamische Entwicklung dieser Strukturen im Häutungszyklus bei im Sommer gefangenem Krill zeigt im Überblick Abb. I.5. Als wichtiges Ergebnis ist vor allem zu nennen, daß das morphologische Bild der Häutungsstadien exakt den elektronenmikroskopisch dokumentierten Vorgängen entspricht: Die Zahl der Kutikelschichten nimmt in den Postecdysisstadien schnell zu, parallel mit der Sklerotisierung, d.h. der morphologischen Erhärtung des Integuments. Dieser Vorgang ist im Stadium BC+ abgeschlossen. Das folgende Stadium D<sub>0</sub> ist gekennzeichnet von der Apolyse, d.h. der Ablösung der Epidermis von der Kutikula. Jetzt kann die Epidermis, in der nun folgenden Proecdysisphase, eine neue Kutikula aufbauen. Wichtig ist, daß das Stadium BC+ nur kurz ist - es umfaßt nur 5.5% des Gesamtzyklus (s. Tab. I.1). Folglich findet der Übergang zwischen Post- und Proecdysis ohne zeitliche

Unterbrechung statt. Das Tier reiht also, zumindest im Sommer, übergangslos Zyklus an Zyklus. In  $D_1'''$  sind bereits Epikutikula und erste Schichten der neuen Exokutikula vorhanden, die im lichtmikroskopischen Bild der Uropodenborsten noch nicht sichtbar sind. Im Stadium  $D_{3-4}$  nimmt die Zahl der Endokutikulaschichten stark ab, während die neue Exokutikula an Dicke weiter zunimmt. Die Ultrastrukturänderungen des Integuments in Beziehung zum Häutungszyklus werden im Detail gesondert veröffentlicht werden (Buchholz, C. und Buchholz, F. in Vorbereitung).

#### Der Titer des Häutungshormons im Häutungszyklus

Das Häutungshormon Ecdyson steuert unter anderem die beschriebenen Veränderungen im Integument der Krebse. Da die morphologischen Stadien ausreichend gut definiert sind, wird eine regelmäßige Abfolge der Titeränderungen sichtbar: Gering erhöhte Hormonwerte sind zu Beginn des Zyklus deutlich, gefolgt von niedrigen Hämolympfkonzentrationen. Später treten so niedrige Werte nur noch kurz vor der folgenden Häutung auf (Abb.I.6). Die Apolyse im Stadium  $D_0$  ist begleitet von einem signifikanten Maximum des Titers. Darauf folgt eine Abnahme (nicht signifikant). Das Maximum in  $D_1'''$  erscheint zeitlich parallel mit dem Beginn der Sekretion der neuen Kutikula, (s. auch histol. Erg.) die in  $D_2$  weitergeht. Das Titerminimum kurz vor der Häutung weist daraufhin, daß die Ecdysis als solche hormonunabhängig verläuft. Relativ starke Schwankungen im Bereich der hohen Hormonwerte erklären sich aus sehr schnellen Titeränderungen. Hier ist das Stadienraster nicht fein genug, um diese Änderungen exakt zu erfassen. Trotzdem ergeben sich klare Übereinstimmungen zwischen hormonellen, morphologischen und, wie in Teil IV der Arbeit demonstriert wird, auch physiologischen Befunden.

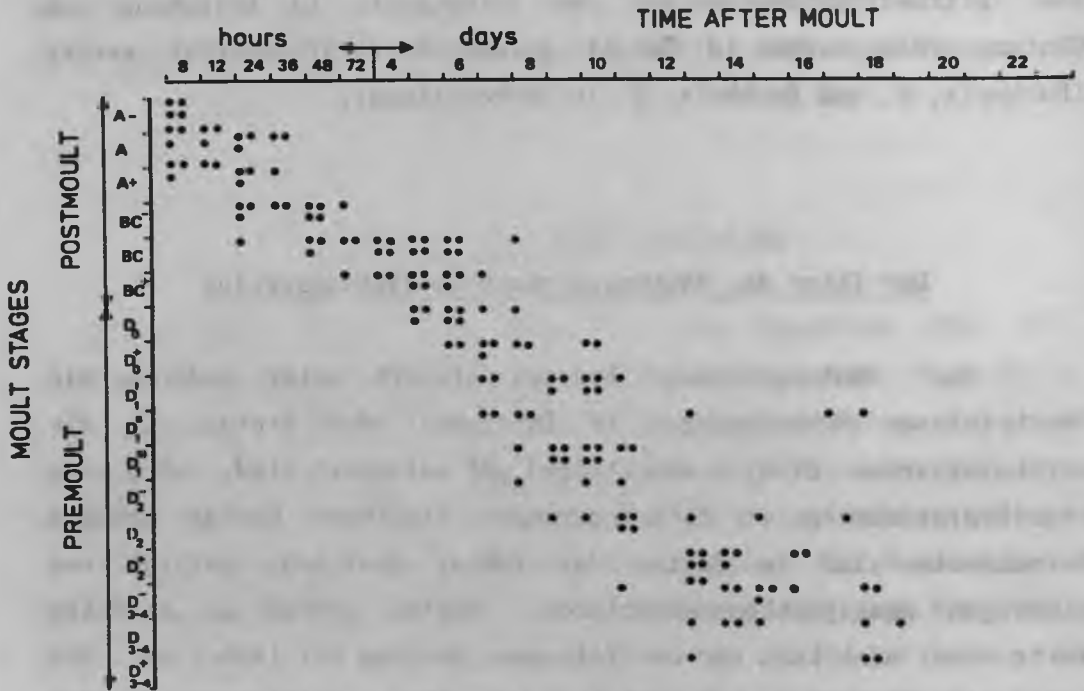


Abb.I.1 Datenpunkte der Stadien-Zeit-Serie von E. superba. Die Punkte entsprechen jeweils einem Tier, dessen Häutungsstadium (Ordinate) nach bekannter Zeit nach der Häutung (Abszisse) bestimmt wurde.

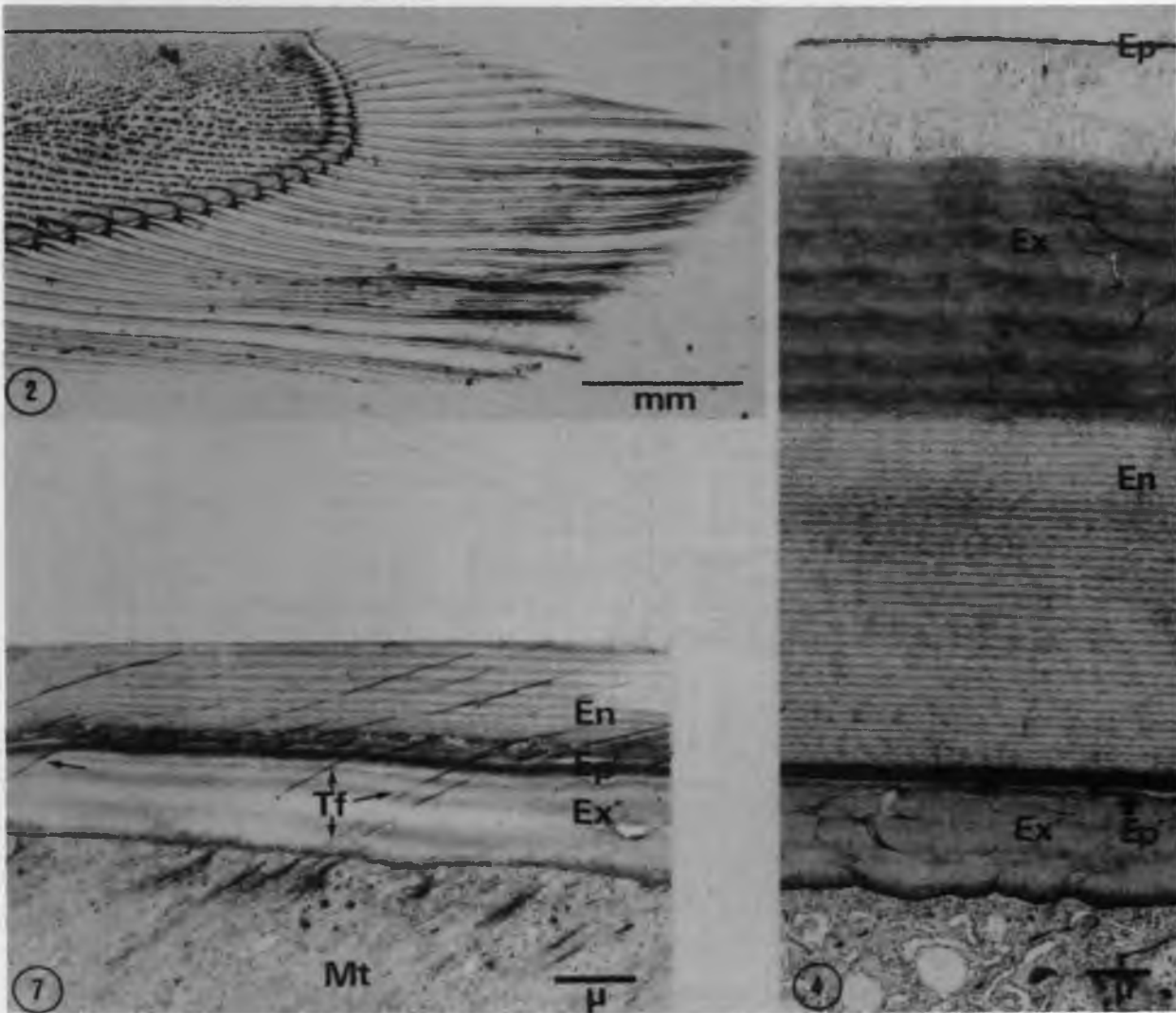


Abb.I.2 Exopodit eines Uropoden von E. superba. Sichtbar ist die Streifenstruktur des Gewebes, sowie Borstenanhänge mit Sekundärborsten.

Abb.I.4 Ultrastruktur des Integuments von E. superba im Häutungsstadium D<sub>2</sub>. Unter der alten dreischichtigen Kutikula sind bereits die neue Epikutikula und mehrere Laminae der neuen Exokutikula vorhanden. En Endokutikula; Ep Epikutikula; Ep' neue Epikutikula; Ex Exokutikula; Ex' neue Exokutikula.

Abb.I.7 Ausschnitt aus dem Integument von E. superba im Häutungsstadium D<sub>3-4</sub> kurz vor der Ecdysis. Eine Muskelansatzstelle ist dargestellt. "Sehnenzellen" voller Mikrotubuli vermitteln zwischen Muskelfasern und dem Außenskelett. Tonofibrillen durchziehen die neue Exo- und Epikutikula, überbrücken den Exuvialsplatt und inserieren in der alten Endokutikula. Es Exuvialsplatt; Mt Mikrotubuli; Tf Tonofibrillen; and. Abk. s.I.4.

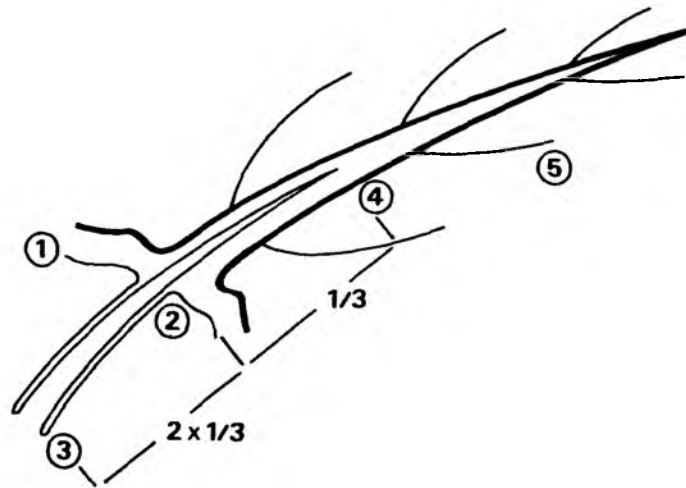


Abb.I.3 Sich innerhalb der vorhandenen Seta neu entwickelnde Borste von *E. superba*. Die Schemazeichnung entspricht dem Häutungsstadium  $D_1''$ . Die Spitze der neuen Borste reicht zu einem Drittel in die alte, während ihr proximaler Teil sich in das Uropodengewebe einsenkt. Die neue Kutikula und Sekundärborsten sind noch nicht vorhanden. (1) abgelöste Epidermis; (2) Invaginationsstelle; (3) Umstülpstelle; (4) Spitze der neuen Seta; (5) Sekundärborsten der alten Seta.

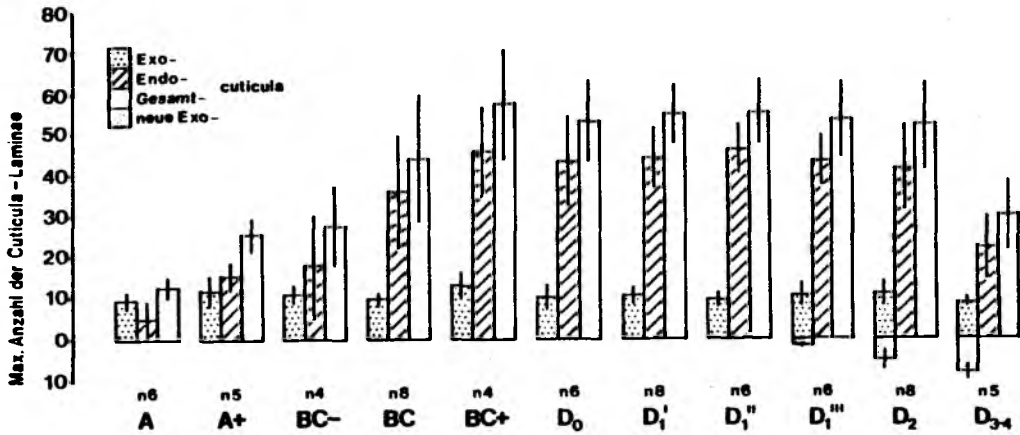


Abb.I.5 Die Zahl der kutikulären Laminae von *E. superba* in den Stadien des Häutungszyklus. Die Anzahl der einzelnen Laminae wurde anhand von elektronenoptischen Aufnahmen des 6. Pleonsegments getrennt nach Exo-, Endo- und neuer Exokutikula ermittelt. Als Gesamtzahl der Laminae ist nicht die Summe aus den an verschiedenen Stellen des Schnittes gefundenen Maximalwerten von Exo- und Endokutikula angegeben, sondern die über beide Schichten an einer Stelle gezählte maximale Zahl. (Mittelwerte mit Standardabweichung; n: Stichprobenanzahl)

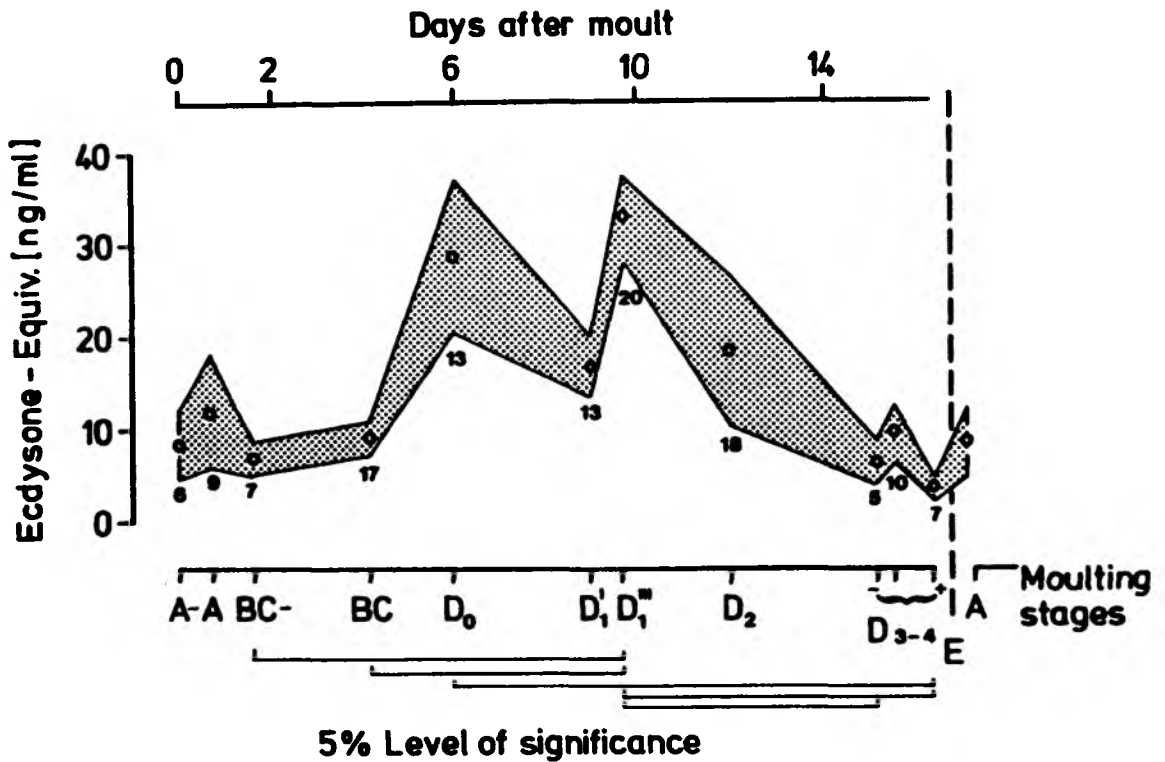


Abb.I.6 Der Titer des Häutungshormons im Häutungszyklus in der Hämolymphe von *E. superba*. Die Mittelwerte der Bestimmungen von Ecdyson-Äquivalenten in ng/ml sind als Kreise dargestellt. Die Begrenzungslinien der gerasterten Fläche verbinden die Punkte der jeweiligen 95%-Vertrauensintervalle der einzelnen Messpunkte. Die Zahlen darunter bezeichnen die Stichprobengröße. Signifikante Unterschiede zwischen Meßwerten sind durch Klammern gekennzeichnet (Nemeyni-Test  $p=0.05$ ).



## DISKUSSION

Histologie und Ecdysontiter zeigen, daß in jedem einzelnen der anhand des erweiterten Systems bestimmbar~~m~~en Häutungsstadien klar definierbare, morphologische und physiologische Veränderungen ablaufen. Darüber hinaus konnte sichergestellt werden, daß das von Drach aufgestellte und hier weiterentwickelte System verläßlich und gut auf Krill anwendbar ist. Dadurch wird der Zugang zu einer umfangreichen Literatur über die häutungsgekoppelten Vorgänge anderer Crustaceenarten eröffnet. Außerdem besteht eine gute Grundlage für weitergehende, detaillierte Untersuchungen der Häutungsphysiologie.

Als wichtiges Ergebnis ist festzuhalten, daß eine Phase der "Häutungsruhe", die zwischen Abschluß der Postecdysis und Beginn der folgenden Proecdysis häufig eingeschoben wird, jedenfalls bei dem in Aquarien gehaltenen Krill, nicht auftritt, sondern die Häutungszyklen ohne Unterbrechung ineinander übergehen. Dieses Ergebnis hat für die nachfolgend beschriebenen Untersuchungen erhebliche Bedeutung und muß daher später noch ausführlicher diskutiert werden.

Das Postecdysisstadium BC wurde hier nicht in B und C getrennt, da dazu histologische Methoden routinemäßig eingesetzt werden mußten (Drach und Tchernigovtzeff 1967), die in der Stadienanalyse aber zu zeitaufwendig wären. BC+ ist nach Cuzin-Roudy (1987 und persönliche Mitteilung) als Stadium C nach morphologischen Kriterien definiert worden. C sollte m.E. aber auch weiterhin histologisch bestimmt werden, daher wird hier der Nomenklatur BC+ statt C der Vorzug gegeben.

Der Abbau von Schichten der alten Endokutikula im Häutungsstadium D<sub>3-4</sub> deutet auf Resorptionsprozesse hin, d.h., daß Material von der alten in die neue Kutikula umgeschichtet oder in den

Stoffwechsel rückgeschleust wird. Insgesamt zeigen die histologischen Ergebnisse, daß sich der Stoffbestand des Integuments im Häutungszyklus stark verändert. In Teil IV der Arbeit wird versucht, die Stoffumschichtungen biochemisch zu analysieren und zu quantifizieren.

Bedingt durch Resorptionsprozesse wird die Kutikula bereits vor der Häutung zunehmend weich (Buchholz 1982). Die Resorption wird auch durch die histologischen und die in Teil IV berichteten biochemischen Ergebnisse belegt. Dieses Phänomen des Weichwerdens ist meines Wissen bisher nicht bei anderen Crustaceen beschrieben worden, wird aber für Krill von anderen Autoren bestätigt (Cuzin-Roudy 1987 und pers. Mittlg., Tchernigovtzeff, pers. Mittlg.). Obwohl das Integument seine Festigkeit bereits vor der Ecdysis verliert und in den ersten 48 Stunden danach noch nicht wieder besitzt, bleibt das sich häutende Tier völlig beweglich. Drei Erklärungsmöglichkeiten können angeboten werden, wie trotzdem die für die Muskelbewegung notwendige mechanische Festigkeit des Außenskeletts während dieser Phase erhalten bleibt: Zum einen ist die Epidermis im Bereich der Muskelansatzstellen in hohem Maße durch Mikrotubuli versteift (Buchholz, C. et al. 1987, Buchholz und Buchholz in Vorbereitung). Darüberhinaus ziehen die Tonofibrillen, die via Epidermis die Muskeln in der Kutikula verankern, bis kurz vor der Häutung (D<sub>3-4</sub>) nicht nur durch die neue, sondern über den Exuvialsalt hinweg in die alte Kutikula (Abb.I.7, s.S. 19). Dadurch wird eine Versteifung des Außenskeletts im Bereich der Muskelansatzstellen erreicht. Zusätzlich könnte kurzfristig eine Art "Hydroskelett" entstehen, in dem durch erhöhten Binnendruck das Integument ausgespannt wird. Dieser Binnendruck wird durch Wasseraufnahme im zeitlichen Bereich der Ecdysis erzeugt. Vergleiche des Naß- mit dem Trockengewicht (s. Teil IV) zeigen, daß tatsächlich Wasser aufgenommen wird, allerdings in geringerem Ausmaß als bei anderen Krebsen.

Die hohe Beweglichkeit um die Ecdysis herum und die geringe Zeit, die das Tier zur Häutung braucht, sind gänzlich ungewöhnlich für einen Krebs. Meistens ziehen sich Krebse an einen geschützten

Platz zurück und verharren dort für mehrere Stunden bis Tage nahezu unbeweglich. Der Akt der Ecdysis dauert bei solchen Krebsen mehrere Minuten bis Stunden (Passano 1969, Adelung 1971) und nicht wie beim Krill wenige Sekunden.

In seinem anders gearteten Häutungsverhalten kann eine pelagische Anpassung des Krills gesehen werden: Da das Unterwassergewicht recht groß ist (Kils 1979), würde Krill sehr schnell in sauerstoffarme Tiefen absinken, dauerte die Ecdysis und die damit verbundene unmittelbare Schwimmbehinderung auch nur Minuten. Außerdem müßten die Krillschwärme sich allmählich auflösen, wenn die Schwimmgeschwindigkeit entscheidend herabgesetzt wäre, da die sich häutenden Tiere gegenüber einem schnell schwimmenden Schwarm zurückfallen würden.

Die Bestimmung des Häutungshormongehalts ist heute anhand des sehr empfindlichen und hochspezifischen Radioimmuntests trotz der in äußerst geringen Mengen vorliegenden Hormone möglich. Unter der Voraussetzung einiger meßtechnischer Erfahrung und notwendiger Kontrollen können die Analysen schnell und zuverlässig durchgeführt werden. Bei dekapoden Krebsen steigt der Hormontiter, von einem niedrigen Basiswert nach der Ecdysis ausgehend, stetig bis zu einem Maximum kurz vor der nächsten Häutung an. Folglich könnte der stadienspezifische Hormontiter auch als Richtwert für die Einteilung des Häutungszyklus verwendet werden (Buchholz 1980, Chang et al. 1983).

Der Verlauf der Ecdysontiterkurve im Häutungszyklus zeigt im wesentlichen die für Krebse typischen Konzentrationsänderungen (Adelung 1971, Skinner 1985). Auch der Maximalwert von 38 ng/ml Ecdysonäquivalenten in der Hämolymphe liegt im Größenbereich decapoder Krebse, ist aber eher mit Werten der Astacura als mit Brachyura vergleichbar. Bei letzteren liegt der Maximaltiter meist in der Größenordnung von  $10^2$  ng/ml. Jegla (1983) findet im "frühen D<sub>2</sub>-Stadium" die höchste Konzentration. Diesem Stadium entspricht beim Krill das Stadium D<sub>1</sub>''', und auch hier erreicht der Hormontiter ein Maximum.

Adelung (1971) findet bei C. maenas, entsprechend den Verhältnissen beim Krill, ebenfalls ein zweigipfliges Maximum mit

dem ersten Gipfel im Stadium D<sub>0</sub>. Von anderen Autoren wird dieses doppelte Maximum in Frage gestellt (s. Buchholz 1980), seine Existenz läßt sich aber für den Krill bestätigen. Der relativ komplexe Verlauf der Titerkurve des Krills läßt es daher nicht zu, die Hormonkonzentration als Richtwert zur Stadieneinteilung einzusetzen.

Der steile Anstieg der Hormonwerte in D<sub>0</sub> kann für die Auslösung der Apolyse verantwortlich sein. Weitere Übereinstimmungen zwischen Hormontiter und physiologischen Abläufen, wie etwa der Aktivität der chitinolytischen Enzyme, werden weiter unten dargelegt (Teil IV).

#### ZUSAMMENFASSUNG

1.) Die regelmäßigen histologischen Veränderungen des Integuments und der reproduzierbare Verlauf des Häutungshormontiters mit seiner klaren zeitlichen Zuordnung zu den Häutungsstadien bestätigen die physiologische Relevanz des beschriebenen Stadiensystems.

2.) Ein Stadium der "Häutungsruhe" zwischen Post- und Proecdysis entfällt.

3.) Die verbleibende hohe Beweglichkeit während der unmittelbaren Phase der eigentlichen Häutung und die extrem schnelle Ecdysis stellen eine Anpassung an die pelagische Lebensweise des Krills dar.

## Teil II

### Häutung und Wachstum im Freiland

#### PROBLEMSTELLUNG

Nachdem in Teil I die Bestimmung der Häutungsstadien als methodische Klammer der Arbeit vorgestellt wurde, sollen in Teil II Häutung und Wachstum im Freiland untersucht werden. Zunächst werden Beziehungen zum Schwarmverhalten hergestellt und anschließend die Häutungsaktivität und das Wachstum in Abhängigkeit von Jahreszeit und Nahrungsangebot beleuchtet.

Ein wesentliches Merkmal des Krills ist die Schwarmbildung (Marr 1962, Mauchline und Fisher 1969, Mauchline 1980). Die Größe der Schwärme kann wenige Meter betragen, wie ich selbst auf dem Echoschreiber beobachten konnte. Es kommen aber auch Schwärme von extremer Ausdehnung vor: Macaulay et al. (1984) registrierten einen Schwarm von 450 km<sup>2</sup> vor Elephant Island (Süd-Shetland-Inseln).

Zur Kenntnis der Krillbiologie ist es also unerlässlich, auch das Individuum als Teil eines größeren Zusammenhanges, nämlich als Tier im Schwarm, zu untersuchen. Vielfältige Interaktionen der Einzeltiere im Schwarm sind zu erwarten, die mit typischen Verhaltensmustern verknüpft sein müssen. So bedingen sich Schwimmen, Schwimmgeschwindigkeit und Schwarmzusammenhalt gegenseitig (Kils 1979, 1983, 1987). Das Nahrungssuchverhalten und die Nahrungsaufnahme sind sicherlich ebenso eng mit dem Schwarmverhalten gekoppelt (Antezana 1983, Antezana and Ray 1984, Morris und Ricketts 1984). Sexuelle Reifung, Paarung und Eiablage finden ebenfalls im Schwarmzusammenhang statt (Marr 1962). Erste Hinweise deuten auf chemische Kommunikation der Schwarmtiere hin, möglicherweise auch durch die Abgabe spezifischer Pheromone (Hamner et al. 1983).

Das komplexe Ineinandergreifen all dieser Vorgänge dürfte die physiologischen Abläufe in den Schwarmindividuen vielfältig steuern und modifizieren. Auch die Häutungsphysiologie spielt in

diesem Zusammenhang eine wesentliche Rolle und soll Gegenstand der nachfolgend beschriebenen Untersuchungen sein. Hierbei kann von zwei unterschiedlichen Ansätzen ausgegangen werden:

1.) Bereits Marr (1962) beschreibt Krillschwärme als z.T. sehr homogen zusammengesetzte Einheiten: Festgestellt wurden Schwärme eng begrenzter Größenklassen und auch Schwärme, die entweder weitgehend männliche oder weibliche Tiere enthalten (s.auch Jazdzewski et al. 1978,). Manche Schwärme sind durch Tiere gleichen Häutungszustandes charakterisiert (Buchholz 1985, s. auch u.). Daraus folgt als Denkansatz, daß man Krillschwärme als "physiologische Einheiten" betrachten muß, die durch sehr gleichmäßige Entwicklungsprozesse entstehen und in sich auch weitgehend homogen bleiben.

2.) Andere Autoren (Antezana 1983, Antezana und Ray 1984) vermuten dagegen, daß Krillaggregationen mehr zufällig entstehen und zwar abhängig von Strömungen (Macaulay et al. 1984), aber auch vom herrschenden Nahrungsangebot: große und dichte Schwärme sind anzutreffen, wenn der Phytoplanktongehalt hoch ist. Nimmt die Phytoplanktonkonzentration z.B. als Folge hoher Freßaktivität ab, zerfällt der große Schwarm wieder in selbständige Untereinheiten, die sich auf der Suche nach reicheren Phytoplanktonflecken in alle Richtungen verteilen. Ein solches Verhalten würde eine häufige Durchmischung und damit eine mehr zufällige Zusammensetzung im Hinblick auf Größe, Reife und allgemeinen Entwicklungszustand nach sich ziehen.

Trotz der intensiven Krillforschung in den letzten Jahren gab es bisher jedoch nur wenige Schwarmstudien, die speziell darauf angelegt waren, Schwärme als Einheiten zu identifizieren und als solche genauer zu untersuchen. Schwarmuntersuchungen, an denen ich mitarbeiten konnte, zeigten, daß mit Hilfe von Sonardiagrammen Schwärme leicht feststellbar und einzugrenzen sind. Es ist jedoch schwierig, diese über längere Zeit, in der Größenordnung von Tagen, zu verfolgen (Morgenstern 1982). Die hohe Schwimgeschwindigkeit des Krills (Kils 1979) scheint dabei das Hauptproblem darzustellen.

Eine weitere, selbst mitkonzipierte Schwarmstudie an Bord von FS Polarstern (Sahrhage, Fahrtleiterbericht 1986) kam aus technischen Gründen nicht zustande. Andere im wesentlichen schwarmorientierte Untersuchungen wurden bisher nur durch den British Antarctic Survey durchgeführt (Morris 1985, Watkins et al. 1985).

1985 konnte in Kooperation mit dem British Antarctic Survey eine gemeinsame Schwarmstudie geplant und verwirklicht werden. Das Konzept dieser Studie bestand darin, möglichst viele Parameter zu erfassen, die dazu dienen konnten, die Zusammensetzung eines Schwarms möglichst genau zu beschreiben und die Variation zwischen den Schwärmen festzustellen. Der Aspekt Häutung wurde dabei im Rahmen des eigenen Projekts bearbeitet. Von den britischen Kollegen wurden außerdem folgende Größen bestimmt: Ausdehnung der Schwärme durch Sonarvermessung, Morphometrie (D.J. Morris, s. auch Morris et al., im Druck), sexueller Reifezustand (J.L. Watkins), der Ernährungszustand anhand des Phaeopigmentgehalts des Verdauungstrakts (J. Priddle) sowie die statistische Berechnung der multivariaten Korrelation dieser Parameter (C. Ricketts). Diese Daten werden in der vorliegenden Arbeit mit den häutungsrelevanten in Beziehung gesetzt.

Grundlage der Studie waren Stichproben von je 100 Krillindividuen aus 38 klar voneinander abgegrenzten Schwärmen. An dem gefrosteten Tiermaterial wurden in Kiel die Häutungsstadien bestimmt. Aus dem für jeden Schwarm sich ergebenden charakteristischen Stadienmuster können einerseits Rückschlüsse auf die Häutungshäufigkeit gezogen werden, andererseits können im Zusammenhang mit den anderen Parametern (s.o.) Übereinstimmungen und Differenzen zwischen den Schwärmen diskutiert werden. Die gewonnenen Erkenntnisse können helfen, die eingangs gestellten Fragen zu beantworten, ob Krillschwärme eher in sich geschlossene Einheiten sind oder mehr zufällige Aggregate darstellen.

Da die Schwärme in einem zeitlich und räumlich eng begrenzten Rahmen gefangen wurden, können die ca. 3500 Einzeldaten

je Parameter auch zusammengefaßt und als Ganzes ausgewertet werden. Dadurch ergibt sich ein Bild der Häutungsaktivität unter antarktischen Spätsommerbedingungen. Aus anderen Jahreszeiten vorliegende Daten, einschließlich von Material aus Winterfängen, werden damit in Beziehung gesetzt und saisonale Einflüsse auf das Krillwachstum diskutiert.

Wesentliche Folgerungen werden auch aus der Verknüpfung von Häutungs- und Reifungsdaten abgeleitet. Darüber hinaus können aus den Freilandergebnissen abgeleitete Häutungsdaten mit den Ergebnissen aus den in Teil III beschriebenen Aquarienuntersuchungen verglichen werden.



## MATERIAL UND METHODEN

Strategie und Methodik der Schwarmuntersuchungen wurden in den Grundzügen bereits von Watkins et al. (1986) beschrieben. Zum Verständnis der vorliegenden Arbeit sind die folgenden Angaben wichtig:

Der Krill für die Schwarmstudie wurde von RV "John Biscoe", Fahrt-Nr. OBP 5, in einem eng begrenzten Zeitraum von 14 d (24.2.-9.3.1983) in einem 30 x 30 sm großen Seegebiet gefangen (Mittelpunkt: 61° 35'S, 056° 'W) . Dieses Gebiet liegt ca. 30 sm südwestlich von Elephant Island, der nördlichsten großen Insel der South Shetland Islands (Abb. II.1, S. 43). Nach langjährigen Untersuchungen von Siegel (1986) handelt es sich hier um ein Bereich bedeutender Krillvorkommen (s. auch Jazdzewski et al 1978).

Nachdem Krillansammlungen geortet worden waren, wurde deren Ausdehnung mit Hilfe von konventionellem Sonar (120 kHz) und einem in Fahrtrichtung strahlenden Sonargerät (49 kHz) vermessen. Das 49 kHz-Gerät wurde auch während des Fischens eingesetzt, um die Fangtiefe des Netzes auf herannahenden Krill einzustellen.

Als Fanggerät diente ein in seinen Dimensionen stark vergrößerter Longhurst Hardy Plankton Recorder (Bone, im Druck) mit einer Öffnung von 0.5 m<sup>2</sup>, der mit 4 kn Geschwindigkeit durch das Wasser geschleppt wurde. Durch das Gerät erfaßter Krill wurde kontinuierlich zwischen zwei Gaze-Bahnen aufgefangen. Gleich lange Abschnitte dieser Gaze-Bahnen verblieben jeweils 1 Min. hinter der Austrittsöffnung des Netzes und wurden dann gemeinsam aufgerollt, während gleichzeitig neue Gazeabschnitte hinter die Öffnung gebracht wurden. Als repräsentative Probe eines Schwarmes wurden kontinuierlich erfaßte Krillmengen definiert, die durch eine oder mehrere Leergazen vom folgenden Schwarm getrennt waren. Auf diese Weise wurde eine genaue räumliche und zeitliche Auflösung der Ausdehnung der Schwärme, zusätzlich zur Sonarvermessung, erzielt.

Aus jedem der so erfaßten Schwärme (n=38) wurde eine Stichprobe von 100 Tieren einzeln auf -60°C eingefroren und erst in

Cambridge und anschließend in Kiel bearbeitet. Folgende Parameter wurden am selben individuellen Tier bestimmt: In England wurde die Gesamtlänge von der Augenvorderkante bis Spitze des Telsons - auf den unteren, vollen mm abgerundet gemessen und das Gesamtgewicht der gefrorenen Tiere auf  $\pm 0.1\text{mg}$  genau bestimmt. Anschließend wurde das sechste Abdominalsegment zur Analyse der Häutungsstadien abgetrennt. Es wurde darauf geachtet, daß das Material während der Meßvorgänge tiefgefroren blieb (z.B. Längenbestimmung auf einem Gefrierelement).

Nach dem Transport auf Trockeneis wurde das Häutungsstadium in Kiel bestimmt und die Länge der Uropoden auf  $\pm 0.1\text{ mm}$  vermessen. In Cambridge wurde währenddessen das Geschlecht und Reifestadium nach Makarov und Denys (1981) sowie die Carapaxlänge auf  $\pm 0.1\text{ mm}$  ermittelt. Anschließend wurden die Tiere zur Trockengewichtsbestimmung 24h gefriergetrocknet und auf  $\pm 0.1\text{ mm}$  genau gewogen.

Die Analyse der Häutungsstadien erfolgte anhand des in Teil I beschriebenen, auf Frostmaterial zugeschnittenen Systems.

Je nach Bedarf, d.h. im Hinblick auf die notwendige Detailschärfe der Stadienskala wurden entweder die Hauptstadien oder die detaillierten Stadien den Meßdaten unterlegt.

Die Datenbasis der gemeinsamen Untersuchungen wurde in den Zentralcomputer des British Antarctic Survey eingegeben und mit Hilfe eines umfangreichen Statistikprogrammes (GENSTAT: Alvey et al. 1980) bearbeitet. Die Berechnungen wurden entweder in Cambridge vorgenommen oder über eine Standleitung von Kiel aus durchgeführt.

Aus dem gesamten Datensatz der Schwarmstudie wurden die Mittelwerte der Hauptstadien des Häutungszyklus berechnet (Abb. II.3, S. 45). Diese Daten wurden mit gleich berechneten Datensätzen aus anderen eigenen Stadienanalysen verglichen.

Um Beziehungen zwischen der Häutungsaktivität und dem Ernährungszustand herstellen zu können, wurden Phytoplanktondaten,

zur Charakterisierung der Ernährungslage des Krills während der Fangzeit, aus der Literatur entnommen. Die einbezogenen Stadienanalysen und die Literaturquellen der Phytoplanktondaten sind im Folgenden aufgelistet:

a) FS "Meteor", Reise ANT III (10.2.-3.3.1981). Fangbereich: Schnitt von der nördlichen Weddell-See bis nördlich Elephant-Inland. Das stadienbestimmte Material wurde für die Untersuchungen von Adelung et al. (1987) und Bachler (1984) verwendet. Der durchschnittliche Phytoplanktongehalt wurde durch Schneider (1983) während der Reise ermittelt.  $n_{Krill} = 465$ .

b) Arctowski, 3.1.-9.3.1983. Fänge: Admiralty Bay, King George Island. Das Material ist die Grundlage für die Untersuchungen aus Teil IV dieser Arbeit, s. aber auch Adelung et al. (1987). Phytoplanktongehalt aus Tokarczyk (1986), für 1982.  $n_{Krill} = 834$ .

c) RRV "J. Biscoe", Das Material ist die Grundlage der vorliegenden Schwarmstudie. Phytoplankton wurde während der Reise bestimmt.  $n_{Krill} = 2941$ .

Bei den folgenden Daten handelt es sich um Material aus Winteruntersuchungen:

d) Arctowski, 14.9.1984. Fang: Admiralty Bay. Das Tiermaterial wurde mir freundlicherweise von Prof. Dr. Kolakowski (Gdynia, Polen) zur Verfügung gestellt und wurde ebenfalls für Analysen im Teil IV dieser Arbeit verwendet. Phytoplanktongehalt aus Tokarczyk (1986), für 1982.  $n_{Krill} = 93$ .

e) RRV "J. Biscoe" 13.8. und 18.9.1983. Fang nördlich der Insel South Georgia. Das Material wurde mir freundlicherweise von Dr. D.J. Morris (British Antarctic Survey, Cambridge, England) zur Verfügung gestellt und wurde für Analysen im Teil IV dieser Arbeit verwendet. Phytoplanktongehalt aus Heywood et al. (1985), zur Fangzeit bestimmt.  $n_{Krill} = 76$ .

Dr. J.L. Watkins bestimmte die Reifestadien des männlichen und weiblichen Krills nach der Standardmethode von Makarov und Denys (1981). Die Nomenklatur der Stadien wurde aus Gründen der Datenverarbeitung etwas verändert. In der folgenden Übersicht sind die hier verwendeten Kriterien in Kurzform und die Codierungen aufgelistet.

|                                                                                    | Nomenklatur nach: |                 |
|------------------------------------------------------------------------------------|-------------------|-----------------|
|                                                                                    | Watkins           | Makarov & Denys |
| <b>Männchen</b>                                                                    | <b>M</b>          | <b>M</b>        |
| Subadult - Petasma sichtbar,<br>nicht voll entwickelt                              | MS                | MIIA            |
| Subadult (1) - P. ungeteilt                                                        | MSI               | MIIA(1)         |
| Subadult (2) - P. zweigeteilt,<br>kein Fortsatz                                    | MS2               | MIIA(2)         |
| Subadult (3) - P. mit Fortsatz                                                     | MS3               | MIIA(3)         |
| Adult - P. voll entwickelt                                                         | MA                | -               |
| Adult - Spermatophoren nicht<br>voll entwickelt                                    | MA1               | MIIIA           |
| Adult - S. lassen sich leicht aus<br>den Ampullen herauspressen                    | MA2               | MIIIB           |
| <b>Weibchen</b>                                                                    | <b>F</b>          | <b>F</b>        |
| Subadult - Thelycum farblos                                                        | FS                | FIIB            |
| Adult - T. voll entwickelt und<br>gefärbt                                          | FA                | -               |
| Adult - Spermatophoren nicht<br>vorhanden                                          | FA1               | FIIIA           |
| Adult - S. vorhanden, Ovar füllt<br>Carapax nicht aus                              | FA2               | FIIIB           |
| Adult - S. vorhanden, Ovar füllt<br>Carapax aus, ist jedoch nicht<br>angeschwollen | FA3               | FIIIC           |
| Adult - S. vorhanden, Carapax durch<br>vergrößertes Ovar angeschwollen             | FA4               | FIIID           |
| Adult - C. angeschwollen aber leer, da<br>abgelaicht                               | FA5               | FIIIE           |

## ERGEBNISSE

Die Abbildungen zu den Ergebnissen sind auf S. 44 - 49 zu finden.

### Schwarmstruktur

Abb. II.2 zeigt das Muster der Häutungsstadien in den 38 untersuchten Schwärmen. Diese Krillaggregationen sind entsprechend der zeitlichen Reihenfolge der Fänge fortlaufend nummeriert.

Die ursprünglich 11 analysierten Stadien sind in den drei Hauptstadien Moults = Häutung, Postmoult = Proecdysis und Premoult = Proecdysis zusammengefaßt (s. Klapptafel).

Um Ähnlichkeiten zwischen benachbarten Schwärmen zu finden, wurden folgende Parameter statistisch überprüft: Anhand von Kontingenztafeln auf der Basis der  $\chi^2$ -Verteilung wurden jeweils die drei Häutungsklassen zweier aneinandergrenzender Schwärme geprüft. In der Darstellung der Ergebnisse verbindet ein nach oben gewölbter Bogen die entsprechenden Kreisdiagramme, wenn die Daten zweier benachbarter Schwärme statistisch gleich sind. Diese sind in ihrem Stadienmuster folglich ähnlich (Signifikanzschranke:  $p=0.05$ ).

Ein entsprechender Test wurde auch für das Geschlechterverhältnis durchgeführt. Die sich in dieser Hinsicht gleichenden Schwärme wurden durch einen nach unten gewölbten Bogen gekennzeichnet.

Anhand der einseitigen Varianzanalyse und des LSD-Tests nach Sokal und Rohlf (1969) wurden die Körperlängen der Tiere zwischen benachbarten Schwärmen verglichen. Bei statistischer Gleichheit ( $p \geq 0.05$ ) verbindet die jeweiligen Kreisdiagramme ein gerader Balken.

Zunächst sollen die in Abb. II.2 dargestellten Stadienmuster der Schwärme eingehender verglichen werden: Ein Großteil der Schwärme ist jeweils in kontinuierlichen Hols gefangen worden. Diese

sind somit zeitlich und räumlich unmittelbar benachbart. Im Diagramm sind sie durch einen Rahmen hervorgehoben und tragen folgende Schwarmnummern: 13-14, 22-23-24, 25-26-27-28-29-30, 31-32, 36-37, 39-40, 48-49-50, 51-52-53, 57-58.

Andere Schwärme entstammen verschiedenen Hols und waren daher im Freiland zeitlich und räumlich stärker getrennt. Diese tragen die Schwarmnummern 7, 8, 15, 16, 18, 19, 20, 21, 33, 35, 46, 47.

Die Ergebnisse zeigen, daß statistische Übereinstimmungen der Häutungsmuster ausschließlich in der ersten Gruppe vorkommen. Allerdings trifft dieses nur auf 4 von 16 überprüften Schwarmpaaren zu. Die Übereinstimmungen des Stadienrasters gehen häufiger mit weitergehenden Kongruenzen einher, wie dem Geschlechterverhältnis (9 von 16) und der Körperlänge (11 von 16). Völlige Gleichheit aller drei Parameter tritt allerdings nur bei zwei Schwarmpaaren auf.

Betrachtet man dagegen die zweite Gruppe, d.h. die nicht unmittelbar benachbarten Aggregationen, so ergeben sich im Stadienbild keine, im Verhältnis der Geschlechter 2 von 8 und in der Längenverteilung 3 von 8, Übereinstimmungen, insgesamt also erheblich weniger als in den zusammenhängenden Gruppen. Im Stadienraster sind Unterschiede besonders deutlich in der Reihe 18, 16, 18, 19, 20, 21. (s. Abb. II.2).

Zusammenfassend kann festgestellt werden, daß zwischen den Schwärmen, die aus einem einzigen Hol stammen, häufiger Gleichheit herrscht als bei den getrennten Fängen. Die 3 Parameter Häutungsstadien, Geschlechterverhältnis und Körperlänge reichen jedoch nur in zwei Fällen aus, um zwei räumlich und zeitlich nahe liegende Schwärme zu einem einzigen typgleichen Schwarm zusammenfassen zu können.

Eine interessante Verteilung zeigen Schwarm 39 und Schwarm 40, s. Abb. II.2). Bei dem ersten stehen 91 von 97 Tieren unmittelbar vor der Häutung, und zwar im Stadium  $D_{3-4+}$ , das zeitlich

kaum noch vom der eigentlichen Ecdysis zu trennen ist. Offensichtlich steht hier eine Massenhäutung kurz bevor. Dieses Bild setzt sich, mit Einschränkungen, im benachbarten Schwarm 40 fort: Auch hier befindet sich ein hoher Prozentsatz von 68% unmittelbar im zeitlichen Bereich der Häutung ("Moult"). Allerdings zeigt die genauere Stadienanalyse, daß insgesamt 47% der Tiere bereits die Häutung durchlaufen haben (Stadium A).

Zwar ist das Stadienmuster der beiden Schwärme signifikant voneinander verschieden, jedoch ist das Geschlechtsverhältnis statistisch gleich. Dadurch wird unterstrichen, daß dennoch ein Zusammenhang zwischen diesen beiden sich intensiv häutenden Schwärmen besteht.

Eine Stadienverteilung, die eindeutig auf eine Massenhäutung hinweist, ist unter den 38 Schwärmen jedoch nur bei Schwarm 39 zu finden.

Der Anteil des Stadiums "Moult" variiert sehr stark. Der Anteil schwankt in den Schwärmen zwischen 7 und 99%. Teilt man die Prozentsätze in Klassen auf, so sind diese mit folgenden Häufigkeiten besetzt:

Tab. II.1 Anzahl der Schwärme mit steigenden Prozentsätzen der Tiere im Stadium "Moult"

---

| % | 0-20 | 21-40 | 41-60 | 61-80 | 81-100 |
|---|------|-------|-------|-------|--------|
| n | 8    | 15    | 8     | 6     | 1      |

---

Diese Verteilung zeigt, daß eine große Anzahl von Schwärmen mit hohen Prozentsätzen sich häutender Tiere vorkommt. Die untersuchte Gesamtpopulation zeigt also ein intensives Häutungsgeschehen. Dieses Ergebnis wird im folgenden Unterkapitel relativiert.

### Häutungsaktivität und Ernährungszustand

Zum Vergleich der Häutungsaktivität anhand des Stadienmusters stehen sechs Untersuchungen aus verschiedenen Jahreszeiten und Fangorten zur Verfügung (Abb. II.3). Die Bestände des Phytoplanktons sind jahreszeitlich und regional ebenfalls unterschiedlich. Die Phytoplanktondaten sind im Diagramm mit aufgeführt.

In der Abb. II.3 sind drei Blöcke von Stadienanalysen zu unterscheiden. Bei der Dreiergruppe (a-c) auf der linken Seite handelt es sich um Untersuchungen während des antarktischen Sommers vom 3. Januar bis 9. März aus den folgenden Fanggebieten:

Die "Meteor"-Proben stammen aus dem offenen Ozean aus der nördlichen Weddell-See bis nördlich Elephant-Inland (Abb. II.1). Die "Arctowski"-Proben wurden in der geschützten Admiralty-Bay auf King-George-Inland genommen, während die "J. Biscoe"-Proben wieder aus einem ozeanischen Gebiet westlich von Elephant-Inland stammen.

Im Vergleich dieser drei Gruppen fällt auf, daß der Prozentsatz der häutungsaktiven Tiere (Moult) in der Reihenfolge a)-b)-c) stark zunimmt. Der Anteil der Individuen in der Proecdysis-Phase nimmt entsprechend proportional ab. Die Postecdysis-Phase bleibt dagegen in etwa gleich. Im statistischen Test mit Hilfe von Kontingenztafeln sind die Stadienmuster von a) und c) statistisch verschieden, während b) sich nicht signifikant von c) unterscheidet. Vergleicht man diese Prozentsätze mit den Daten der Aquariexperimente (aus Teil III) im dritten Block unter f), so ist c) auch von dieser Verteilung statistisch verschieden.

Mit anderen Worten bedeutet dies, daß die Häutungsaktivität des bei Arctowski gefangenen Krills, gemessen am Prozentsatz der Tiere im Stadium "Moult" in Relation zu den anderen beiden Stadien,



der Aktivität des im Aquarium gehaltenen Krills gleich ist. Das zeigt, daß sich das Häutungsgeschehen in der Admiralty-Bay während des Sommers durch die Aquarienexperimente gut simulieren läßt.

Andererseits liegen demgegenüber die Häutungsraten im Freiland der "Meteor"-Daten niedriger und die der "J. Biscoe"-Daten höher. Diese Unterschiede korrelieren mit der unterschiedlichen Ernährungslage des ozeanischen Krills in den verschiedenen Untersuchungsgebieten. Diese Befunde sollen im Zusammenhang aller Proben erläutert und diskutiert werden. Ein wichtiges Ergebnis ist, daß sich das Bild hoher Häutungsaktivität der "J. Biscoe"-Proben im Vergleich mit den anderen Sommerproben wie auch mit der Aquarienuntersuchung bestätigt.

Der zweite Block in Abb. II.3 umfaßt zwei Proben aus Winter- bis Spätwinterfängen vom 13. August bis 5. Oktober. Probe d) stammt aus der Admiralty Bay, während die andere (e) nördlich von Südgeorgien genommen wurden (s. Abb. II.1 ). Diese Proben konnten nur mit erheblichem logistischen Aufwand gewonnen werden und stellen daher einmaliges Material dar. Aufgrund der schwierigen winterlichen Probennahmebedingungen sind die Stichprobenzahlen relativ klein.

Auch im Vergleich der Winteranalysen sind klare Beziehungen zur Ernährungslage herzustellen, die im Gesamtzusammenhang aller verfügbaren Proben in der Diskussion erörtert werden sollen.

Die Häutungsaktivität des im Pelagial gefangenen Krills nimmt während des antarktischen Winters stark ab. Das ist an dem geringen Prozentsatz sich aktiv häutender Tiere des Stadiums "Moult" erkennbar. Allerdings befindet sich eine große Anzahl von Tieren in der Proecdysisphase. Daraus ist abzuleiten, daß die Häutungsaktivität im Winter nicht gänzlich zum Erliegen kommt. Dieses Ergebnis wird auch durch die biochemischen Untersuchungen aus dem vierten Teil der Arbeit belegt. Hier ist als Indikator der Häutungsaktivität die hohe Umsatzrate der chitinolytischen Enzyme zu nennen (s.S. 207).

### Sexuelle Reifung

Die Abb. II.4a zeigt das Verhältnis von Häutungstadien und Reifestadien der männlichen Tiere aus der Gesamtheit von 2941 ausgewerteten Individuen. Die Stadienkriterien für die Reifung sind in Material und Methoden aufgelistet. Die Häutungsstadien sind wiederum in die drei Hauptgruppen "Moult", "Post"- und "Premoult" zusammengefaßt.

Es fällt auf, daß bei den Männchen mit zunehmender Reife vom Subadult-Stadium MS1 bis zum Adult-Stadium MA2 der Anteil der Tiere in "Moult" geringfügig abnimmt. Vermutlich ist diese Abnahme aber mit der zunehmenden Größe der Tiere gekoppelt (vergl. Abb. II.5): größere Tiere häuten sich in größeren Abständen als kleinere (vergl. Abb. III.7, S. 96).

Die entsprechenden Verteilungen bei den Weibchen (Abb. II.4b) zeigen im wesentlichen das gleiche Grundmuster wie bei den Männchen. Auch hier ist die Größenzunahme gekoppelt mit abnehmenden Prozentzahlen der Weibchen in "Moult".

Darüber hinaus sind bei den Weibchen im Gegensatz zu den männlichen Tieren klare Abhängigkeiten zwischen Reifestadium und Häutungsaktivität erkennbar:

1.) Eine deutliche Abnahme des Krills in "Moult" findet zwischen den Reifestadien FA2 und FA3 statt - das letztere Stadium sowie FA4 kennzeichnet die graviden bzw. hochgraviden Weibchen.

2.) Am Ende des Reifezyklus (FA5) nimmt die Zahl der sich häutenden Tiere wieder zu, und zwar nicht deutlich größengekoppelt (vergl. Abb. II.5). Bei diesen Tieren handelt es sich um die Weibchen, die abgelaicht haben.

Ein Kontingenzvergleich erbrachte folgende Signifikanzen:

Tab.II.2 Signifikanzen im  $\chi^2$ -Test der Häutungsstadienmuster in Abhängigkeit von Geschlecht und Reifestadium

---

|       | Alle | FS   | FA4  | MA2  |
|-------|------|------|------|------|
| ===== |      |      |      |      |
| Alle  | /    | .007 | .095 | /    |
| MS1   | .004 | .218 | /    | .008 |
| MA2   | .763 | /    | .053 |      |
| FA4   | /    | .001 |      |      |

---

Die Tab. II.2 zeigt, daß zu Beginn der Reifezyklen die Häutungsstadienmuster sich hochsignifikant von der allgemeinen Verteilung ("Alle") unterscheiden. Das Stadium "Moult" nimmt signifikant mit zunehmender Reife ab ( $p \leq .05$ ). Die hochgraviden Weibchen (FA4) und begattungsbereiten Männchen (MA2) unterscheiden sich nicht signifikant in ihrem Stadienmuster.

Um die Abhängigkeit zwischen sexueller Reifung und Häutungsaktivität detaillierter darzustellen, sind in Abb. II.6 die Häutungsstadien in fünf Stadien aufgeschlüsselt, die Reifestadien aber nach dem gleichen Schema wie in Abb. II.4 aufgetragen. Statt Prozentzahlen sind hier die absoluten Häufigkeiten angegeben. Dadurch wird einerseits deutlich, daß die hohen Reifestadien überwiegen. Andererseits wird auch hier bei den Weibchen der abnehmende Anteil der sich häutenden Tiere im Verlauf der Reifung sichtbar.

Auf ein für die Diskussion wichtiges Phänomen soll hingewiesen werden: In den Stadien höchster Reife, MA2 bei den Männchen und FA4 bei den Weibchen sind deutliche Unterschiede in den mittleren Häutungsstadien zu sehen: Bei Männchen überwiegt das Stadium BC, während bei den Weibchen D<sub>2</sub> am häufigsten ist (Abb. II.6a,b).

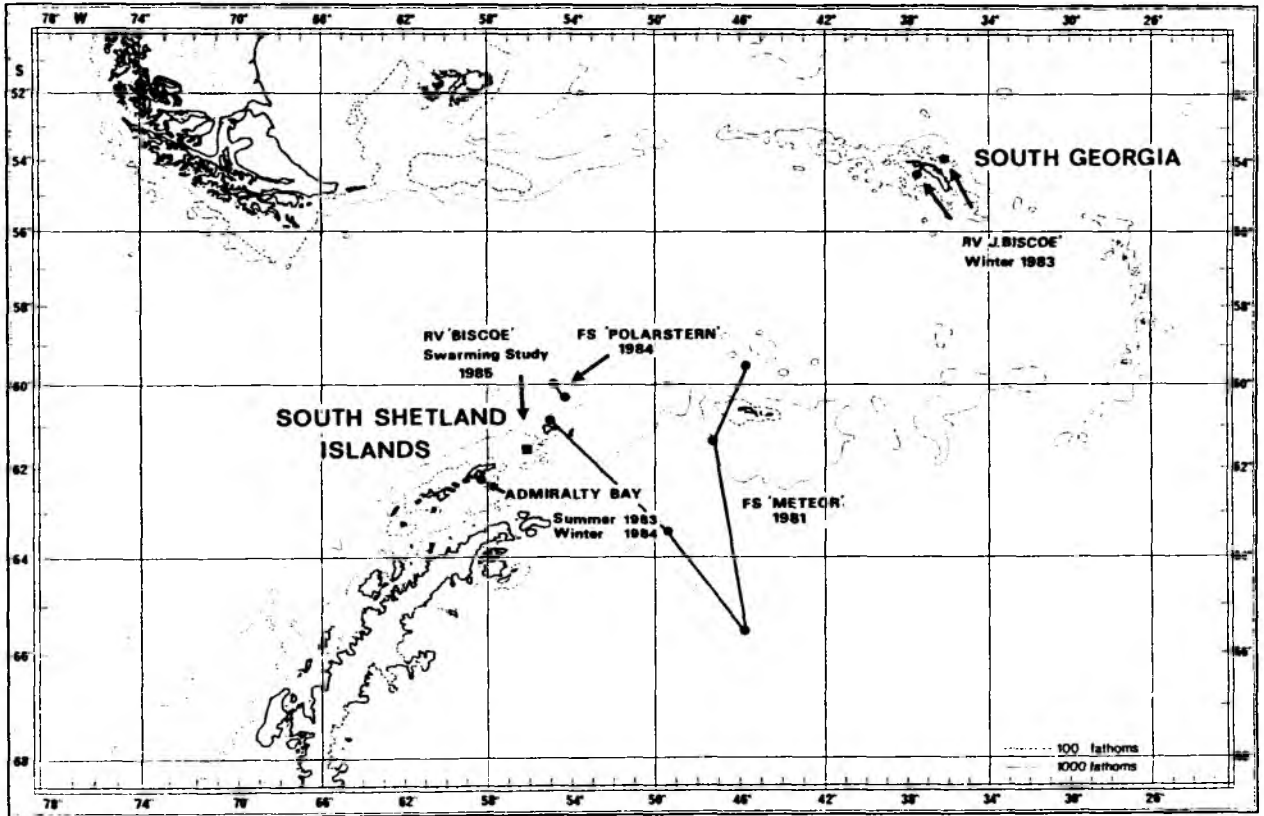


Abb.II.1 Stationskarte

## Distribution of Moulst Stages in 38 Krill Swarms

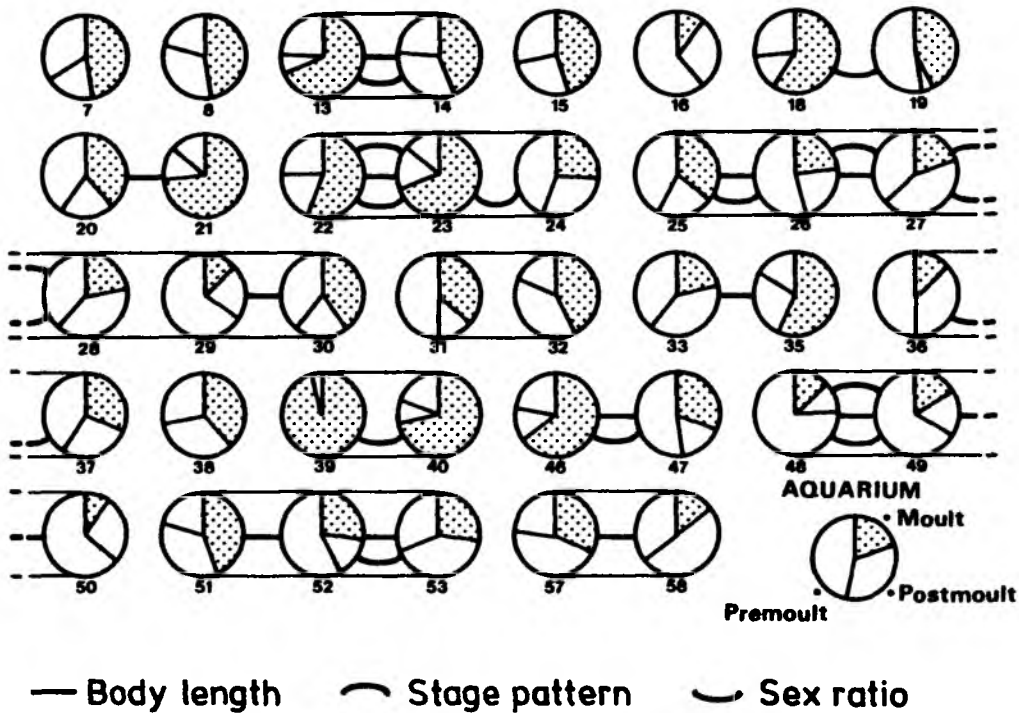


Abb.II.2 Das Muster der Häutungsstadien in 38 Krillschwärmen (*E. superba*). Der gerasterte Teil der einzelnen Kreisdiagramme stellt Tiere im Stadium "Moult" dar, das im Uhrzeigersinn folgende offene Kreissegmente Tiere in "Postmoult" und das daran anschließende Tiere in "Premoult". Die Schwärme sind nach der zeitlichen Reihenfolge des Fanges durchnummeriert. Sind Schwärme zeitlich und räumlich unmittelbar benachbart, so sind die Kreisdiagramme durch je eine obere und untere Begrenzungslinie miteinander verbunden. Herrscht statistische Gleichheit, so verbindet die Kreise:

ein nach oben gewölbter Bogen: gleiches Stadienmuster  
 ein gerader Balken: gleiche Körperlänge  
 ein nach unten gewölbter Bogen: gleiches Geschlechtsverhältn.

Zum Vergleich ist das Kreisdiagramm des Stadienmusters im Aquarium mit aufgetragen. Die Stichprobenzahl ist jew. 100 oder nahe 100.

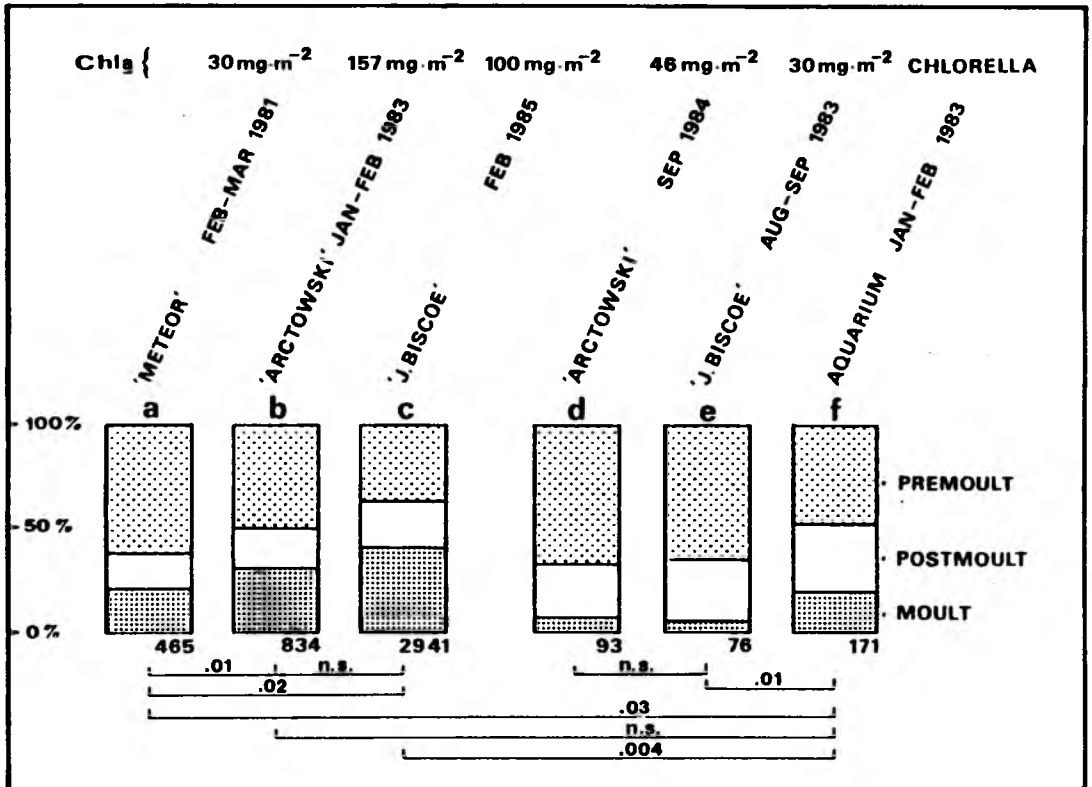


Abb.II.3 Das Muster der Häutungsstadien in verschiedenen Jahreszeiten und Regionen bei *E. superba*. Fanggebiete s. Text, die Fangzeit sowie der jahreszeitliche Phytoplanktonwert im Fanggebiet [mg Chl. a·m<sup>2</sup>] ist angegeben. Chlorella: Im Aquarium wurde mit *Chlorella spec.* gefüttert. Signifikanzangaben (Klammern mit Angabe von P) beziehen sich auf den Chi<sup>2</sup>-Mehrfelder-Test, n ist jeweils unter den Diagrammen angegeben.

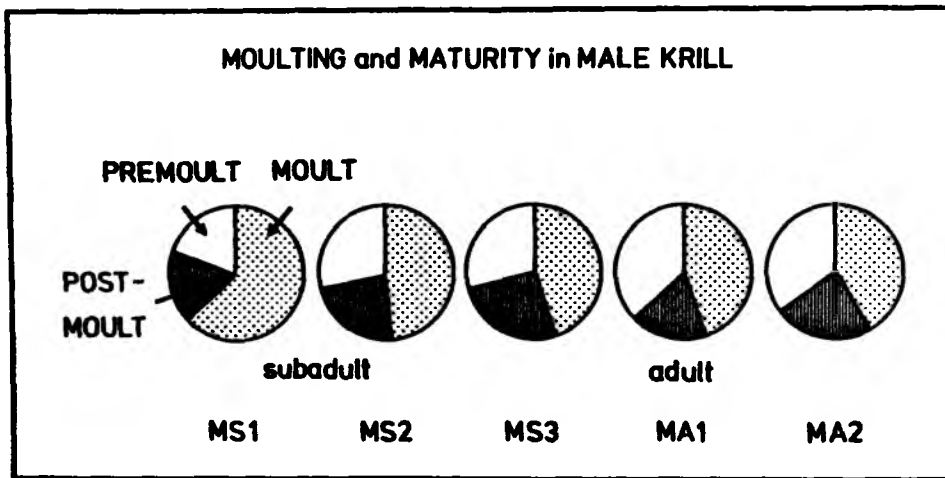


Abb.II.4a Das Muster der Häutungsstadien bei männlichen E.superba in verschiedenen Reifestadien. Häutungsstadien in Prozent. Reifestadien MS1 - MA2 nach Watkins, s. Tabelle S. 34. Material aus der Schwarmstudie.

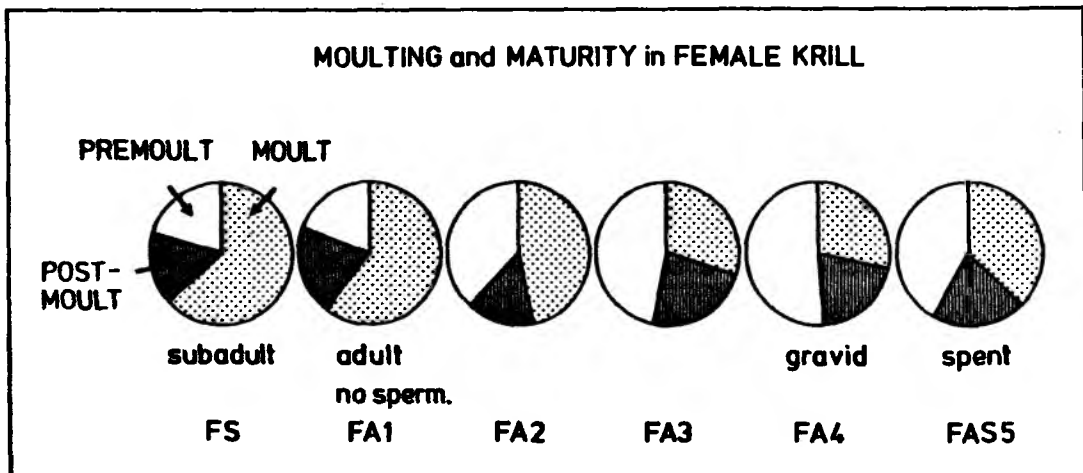
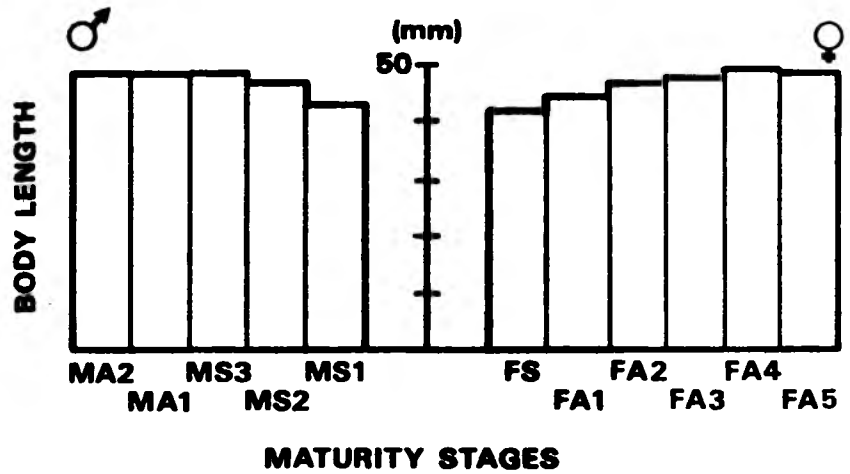


Abb.II.4b Das Muster der Häutungsstadien bei weiblichen E.superba in verschiedenen Reifestadien. Häutungsstadien in Prozent. Reifestadien FS - FAS nach Watkins, s. Tabelle S. 34. Material aus der Schwarmstudie.





**Abb.II.5** Durchschnittliche Körperlänge männlicher und weiblicher Tiere in verschiedenen Reifestadien. Reifestadien nach Watkins s.S. 34. Material aus der Schwarmstudie.

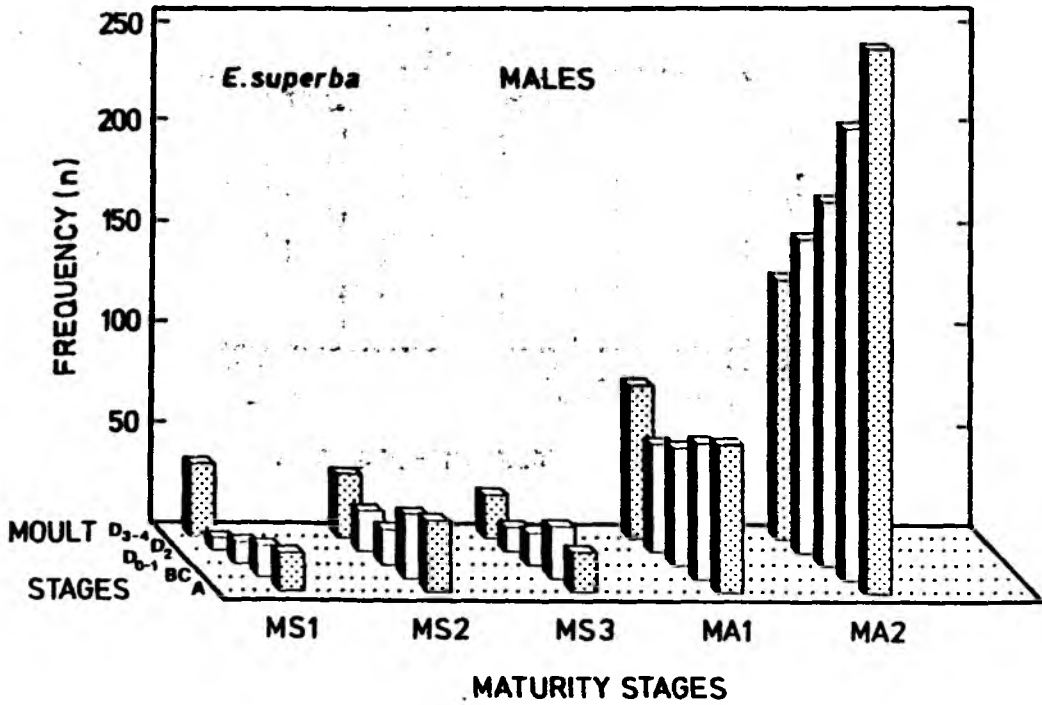


Abb.II.6a Anzahl der männlichen *E. superba* in verschiedenen Häutungs- und Reifestadien. Reifestadien MS1 - MA2 nach Watkins, s. Tabelle S. 34. Material aus der Schwarmstudie.

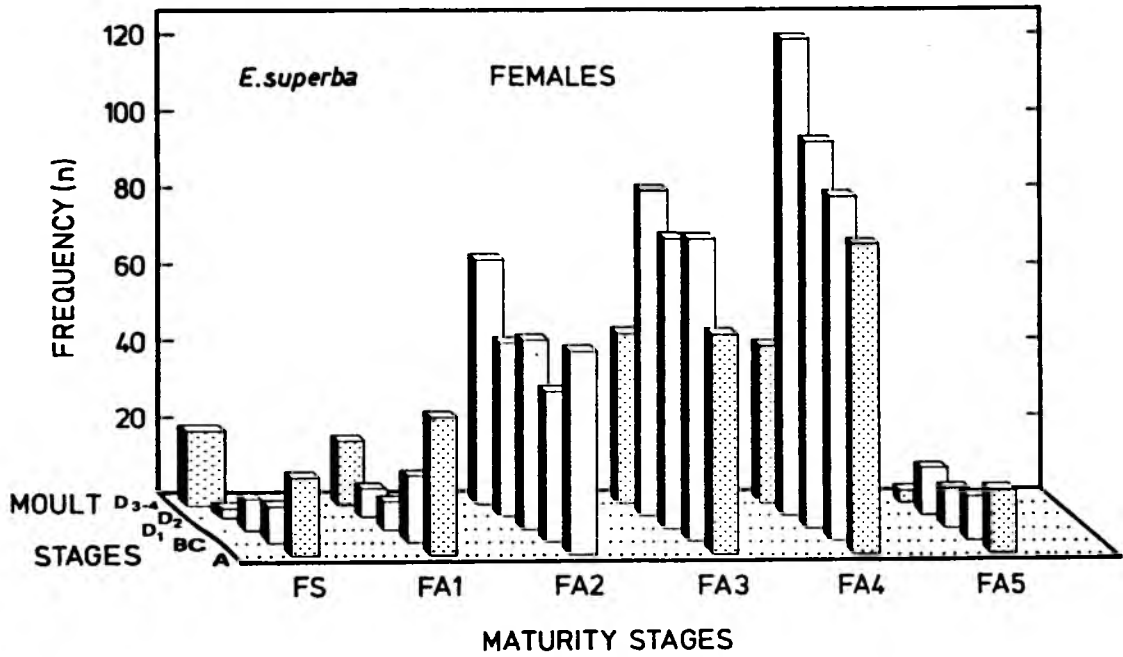


Abb.II.6b Anzahl der weiblichen *E. superba* in verschiedenen Häutungs- und Reifestadien. Reifestadien FS - FA5 nach Watkins, s. Tabelle S. 34. Material aus der Schwarmstudie.

## DISKUSSION

### Schwarmstruktur und Häutungssynchronie

Mauchline (1980) gibt eine genaue Nomenklatur der Krillschwärme. Die unterste Organisationsstufe wird als Aggregation (aggregation) bezeichnet, die höchste als Schule (school). Der erste Begriff beschreibt ungleichmäßig im Raum verteilte Tiere. Der letztere steht für zusammenhängende Ansammlungen von Krill, der in hoher Verteilungsdichte, parallel ausgerichtet, schwimmt. Über die Orientierung der Tiere und ihre Verteilungsdichte gibt es im vorliegenden Fall keine Angaben. Entsprechend kann hier nur von Aggregationen gesprochen werden - der Begriff Schwarm wird jedoch in dieser Arbeit synonym benutzt. Durch die besondere Fangmethodik und zusätzliche Sonarvermessung konnten die ausgewerteten Krillaggregationen der Schwarmstudie klar voneinander getrennt werden. (Morris & Watkins 1986, Watkins et al. 1986).

Im Vergleich aller Schwärme fällt zunächst die hohe Variabilität der beschreibenden Parameter Stadienmuster, Körperlänge und Geschlechterverhältnis auf (Abb. II.2). Die Schwärme weisen 7 bis 99% häutungsaktive Tiere auf (diese Arbeit), die mittlere Körperlänge reicht von 42 bis 50 mm, und das Geschlechtsverhältnis von Männchen zu Weibchen schwankt zwischen 45/1 und 0.2/1 (Watkins pers. Mtlg.).

Im Vergleich der beiden Gruppen der benachbarten bzw. der weiter auseinander stehenden Schwärme finden sich in der ersten Gruppe mehr statistische Bindungen als in der letzteren. Folglich scheint ein gewisser Austausch von Tieren zwischen benachbarten Schwärmen stattzufinden. Dieser Austausch ist aber nie über mehr als zwei Aggregationen hinweg nachzuweisen.

Wie kommt die beschriebene hohe Variabilität der Schwärme zustande? Eine Erklärungsmöglichkeit ist, daß jeder Schwarm tatsächlich, wie zB. von Marr (1962) vermutet, in sich eine

selbständige Einheit ist und langfristig bleibt. Jeder Schwarm behielte dann sein charakteristisches Verteilungsmuster für die gemessenen Parameter.

Um diese Hypothese an den hier vorliegenden Daten zu überprüfen, ist es nützlich, einmal die räumliche Verteilung der untersuchten Schwärme zu betrachten: Die Schwärme Nr.25 bis 30 wurden innerhalb von 52 min über eine Distanz von ca 5km in einer Tiefe von 10-30m mit einem Maximalabstand zwischen den Schwärmen von 1.6 km gefangen (Morris pers. Mtlg.). Es handelt sich also um eine sehr kleinräumige Verteilung. Trotzdem sind, gemessen an den untersuchten Parametern, große Unterschiede zwischen den sechs Einzelschwärmen offensichtlich. Auf den ersten Blick wäre dadurch die Marrsche Hypothese der Schwarmintegrität bestätigt. Andererseits findet man gerade bei dieser Schwarmgruppe auch einige statistische Bindungen, die auf einen Austausch von Tieren hindeuten. Dieser Austausch durchbricht jedoch die geforderte Schwarmintegrität.

Alternativ wurde eingangs die Hypothese von Antezana (1983) vorgestellt, daß Krillschwärme sich ständig neu zu größeren "Freßgemeinschaften" zusammenfinden, um sich bald darauf wieder zu verteilen, wenn das Phytoplanktonvorkommen erschöpft ist. Dieses Verhalten würde eine dauernde Durchmischung des Krills hervorrufen. Folglich müßte man in dem hier eng begrenzten Untersuchungsgebiet eine zufallsbedingte, weitgehend homogene Verteilung der Parameter in den Krillschwärmen finden. Die deutliche, da schon sehr kleinräumig erkennbare Ungleichverteilung spricht m.E. aber auch gegen diese Hypothese.

Da die dargestellten Befunde weder die Marrsche noch die Antezanasche Hypothese der Schwarmbildung zufriedenstellend belegen, sei eine dritte, neue formuliert: "Tiere gleicher Eigenschaften finden sich zwar in Schwärmen zusammen, diese bleiben als Einheiten jedoch nicht lange erhalten, sondern gruppieren sich fortlaufend um." Die dritte Hypothese setzt voraus, daß bestimmte Mechanismen zur Gruppierung von Tieren mit gleichen Eigenschaften existieren. Denkbar als "Sortiermechanismen" sind erstens äußere Bedingungen, die z.B. Massenhäutungen induzieren, und zweitens unterschiedliche Schwimmgeschwindigkeiten, die vom Häutungsstadium oder von der

Tiergröße abhängig sind.

Gelegentlich werden im Freiland Ansammlungen von Krill im gleichen Häutungsstadium angetroffen. Häufiger weist das Stadienbild ausgeprägte einseitige Verteilungen auf: So bestehen in der hier beschriebenen Schwarmstudie 10 von 38 Schwärmen aus Tieren, die sich zu über 50% in den unmittelbar häutungsnahen Stadien befinden. Der Extremfall ist in dieser Hinsicht in Schwarm Nr. 39 mit 99% gegeben. Dieser Schwarm stand also unmittelbar vor einer Massenhäutung.

Hamner et al. (1983, diskutiert in Buchholz 1985) beobachteten bei einem Tauchgang sich gleichzeitig häutende Tiere und auch Morris (1985) fand in einem Krillschwarm tiefenabhängig Ansammlungen von frischgehäuteten Tieren. Diese Angaben sprechen ebenfalls für eine häutungsspezifische Ungleichverteilung des Krills in den Schwärmen.

Häutungssynchronie wurde nicht nur im Freiland beschrieben, sondern auch in Aquarienexperimenten beobachtet (Mackintosh 1972, Clarke 1976). Buchholz (1985) berichtet ausführlich von gleichzeitigen Häutungen bei individuell in kleineren Aquarien und gemeinsam in Großtanks gehaltenen Tieren.

Aus den bisherigen Arbeiten ist zu entnehmen, daß Häutungssynchronie als immer wiederkehrendes Phänomen in Krillschwärmen beobachtet werden kann, keineswegs aber der Regelfall ist: In der Stadienanalyse von 16 Krillschwärmen in der Admiralty Bay vom 26.12.1978-5.2.1979 (Buchholz 1985) zeigen 4 eine synchrone Entwicklung. Auf einem Schnitt von der Weddell-See bis nach Elephant Island vom 15.2.- 3.3.1981 ist es nur einer von 8 (Buchholz, unveröff.) - In der hier beschriebenen Schwarmstudie ist es lediglich ein Schwarm von 38. Andere Beobachtungen, wie die von Schwärmen mit allein männlichen oder weiblichen Tieren oder sehr engbegrenzten Größenklassen (Marr 1962, Jazdzewski et al. 1978, s. auch o.) haben ebenfalls eher sporadischen Charakter.

Zunächst soll diskutiert werden, wie ein gesamter Krillschwarm in seiner Häutungsaktivität synchronisiert werden

könnte: In diesem Fall dürften die äußeren Bedingungen als Sortiermechanismus wirken: Auf Grund der fleckenhaften Verteilung des Phytoplanktons kann es geschehen, daß ein Schwarm eine längere Hungerphase auch während des produktionsreichen antarktischen Sommers überdauern muß. Der Krill reagiert mit der ihm eigenen Plastizität des Wachstums (s. Teil III der Arbeit). Die Entwicklung auf die nächste Häutung hin wird verlangsamt. Der Häutungszyklus wird jedoch bei allen Tieren bis zu einem bestimmten Punkt durchlaufen, ohne daß die Ecdysis ausgelöst werden kann. Trifft dieser Schwarm nun wieder auf ein Gebiet reichen Phytoplanktons, wirkt die erneute Nahrungsaufnahme häutungsauslösend. Die folgende Ecdysis oder auch weitere verlaufen dann synchron. Mischen sich die Tiere dieses Schwarmes im Laufe der Zeit mit denen anderer Schwärme, so ist die Häutungssynchronie immer weniger nachzuweisen. - Von dekapoden Krebsen ist eine Gleichschaltung der Häutungsphasen auf Grund eines Umweltstimulus bekannt (Bückmann & Adelung 1964): hier ist der Auslöser jedoch die steigende Temperatur im Frühjahr.

Die zweite Denkmöglichkeit, wie Krill häutungssynchronisiert werden könnte, ist die folgende: Häutungssynchrone Krillansammlungen bilden sich nur relativ kurzfristig und räumlich begrenzt innerhalb von Schwärmen. Dieses kann auch für geschlechts- und größengleiche Schwarmteile gelten.

In diesem Fall wirkt die unterschiedliche Schwimmgeschwindigkeit als "Sortiermechanismus". Dadurch kann es sowohl zu häutungssynchronen (s. auch Buchholz 1985) als auch zu größen- oder geschlechtsgleichen Krillansammlungen innerhalb bzw. am Rande von Schwärmen kommen: Obwohl die Ecdysis die Bewegungsfähigkeit des Krills nur erstaunlich wenig behindert - gemessen am Verhalten anderer Crustaceen (s. Teil I)- wird deren "Reisegeschwindigkeit" in den bekanntermaßen (Kils 1979) rapide schwimmenden Schwärmen verringert sein. Die Verlangsamung wird zB. dadurch bewirkt, daß ein Tier unmittelbar vor der Ecdysis durch zwei, u.U. bereits getrennte Kutikeln atmen muß. Auch die Wasseraufnahme während der Ecdysis sowie Quellzustände der neuen Kutikula nach der Häutung (Buchholz & Buchholz in Vorber.) wirken belastend auf den

Energiehaushalt und behindern dadurch das Schwimmen. Häutungsaktive Tiere fallen dadurch im Gesamtschwarm zurück und bilden an den Randbereichen häutungssynchrone Teilschwärme.

Ebenso können durch unterschiedliche Schwimmgeschwindigkeit größengleiche Ansammlungen entstehen. Mauchline (1980) stellte ein solches Konzept bereits vor: Große Tiere schwimmen erheblich schneller als kleinere (s. auch Kils 1979) und schwimmen daher dem Gesamtschwarm voraus. Regional auftretende geschlechtsspezifische Größenunterschiede wirken in die gleiche Richtung. Auf diese Weise bilden sich Ansammlungen größerer Tiere, u.U. gleichen Geschlechts, in den Randbereichen der Schwärme. Auch die größenabhängige, unterschiedliche Sinkgeschwindigkeit kann sortierend wirken (Kils 1982).

Ändert der gesamte Krillschwarm seine Schwimmrichtung, werden die in sich einheitlichen Teilschwärme wieder von anderen Artgenossen unterschiedlichen Häutungszustandes bzw. verschiedener Größe umgeben. Dies fördert im folgenden dann auch wieder die Durchmischung der Tiere und damit die Auflösung der Teilschwärme mit gleichen Eigenschaften.

Zusammenfassend kann festgestellt werden, daß es gute Gründe gibt, Sortiermechanismen anzunehmen, die die hohe Variabilität der untersuchten Größen Häutungszustand, Tierlänge und Geschlechtsverhältnis bedingen. Problematisch für die Probennahme ist, daß das relativ kleine fischende Netz einen zufälligen Schnitt durch einen Bereich eines in sich inhomogenen Schwarms legt. Dadurch erhält man Proben, die lediglich das Bild eines Teilbereichs des Schwarms ergeben, aber nicht unbedingt repräsentativ für den gesamten Schwarm sind.

Konsequenzen hat diese Folgerung für Bestandsabschätzungen auf Grund von Längenhäufigkeitsanalysen (s.u.). Es genügt nicht, eine einzige Netzprobe aus einem Gebiet zu entnehmen, um repräsentative Verteilungen zu erhalten, sondern es muß entweder ein Schwarm mehrmals befischt werden, oder in einem eng begrenzten Gebiet müssen die Daten mehrerer Schwärme gemittelt werden. Watkins et al. (1986) kommen auf Grund einer statistischen Analyse der Variabilität der Schwärme zu dem Schluß, daß über 20 Proben vorliegen



müssen, um aussagekräftige Daten über die Längen/ Häufigkeits-Verteilung in einem bestimmten Meeresgebiet zu erhalten.

### Häutungsaktivität und Ernährungszustand

Zunächst soll ein Zusammenhang zwischen dem Gehalt des Meerwassers an Phytoplankton und der Häutungsaktivität des Krills in den verschiedenen Untersuchungszeiträumen und -gebieten hergestellt werden. Von allen Jahreszeiten und Gebieten liegen Planktondaten in Form von Chlorophyll a pro Kubikmeter Seewasser vor. Zum Teil wurden die Daten unmittelbar parallel zu den Stadienanalysen gewonnen. In anderen Fällen mußte auf Literaturangaben zurückgegriffen werden, um den Planktongehalt in den jeweiligen Gebieten zur gleichen Jahreszeit charakterisieren zu können.

Am besten gelingt eine solche Zuordnung für die "Meteor"-Reise ANT III 1981, da hier umfangreiche Planktonmessungen sowohl des augenblicklichen Planktongehalts (standing stock) als auch der Produktion durchgeführt wurden. Diese Daten wertete Frau Dr. A. Schneider (A.-Wegener-Inst. f. Polar- und Meeresforschg., Bremerhaven) in ihrer Dissertation aus (1983). Danach lag im ersten Fahrtabschnitt ANT I, 13.11.-18.12.1981, im Bereich der nördlichen Weddell-See bis Elephant Island der Gehalt an Phytoplankton bei durchschnittlich  $300 \text{ mg.m}^{-2}$ . Dieser Wert ist im globalen Vergleich nicht als ungewöhnlich hoch einzustufen. Während des dritten Abschnittes ANT III waren jedoch noch wesentlich niedrigere Planktonkonzentrationen anzutreffen, die als Folge der Spätsommersituation zu interpretieren sind. Diese lagen um den Faktor 10 niedriger bei durchschnittlich  $30 \text{ mg.m}^{-2}$ .  $30 \text{ mg.m}^{-2}$  liegt bereits im Bereich des winterlichen Planktongehalts (s. auch Abb. II.3 d-f). Ähnliches gilt für die Produktionsdaten. Diese verringerten sich von ANT I bis ANT III von 0.7 auf  $0.3 \text{ g C m}^{-2}.\text{d}^{-1}$ .

Die Häutungsdaten des Krills wurden zeitlich und räumlich parallel zu den Untersuchungen am Phytoplankton während ANT III ermittelt.

Die Häutungsaktivität des auf der "Meteor"-Fahrt stadienbestimmten Krills lag im Vergleich der drei sommerlichen Datensätze (Abb. II.3 a-c, "Meteor", "Arctowski", "J. Biscoe") deutlich am niedrigsten. Im offenen Ozean war der herbstliche Planktongehalt während der "Meteor"-Fahrt ebenfalls sehr gering. Die geringe Häutungsrate kann daher als Folge des geringen Nahrungsangebotes für den Krill im entsprechenden Seegebiet interpretiert werden.

Für die Sommeruntersuchung in der Admiralty Bay liegen zwar keine gleichzeitigen Untersuchungen des Phytoplanktongehaltes vor, jedoch stehen hier verlässliche und gut übereinstimmende Daten aus anderen Jahren für die Admiralty Bay zur Verfügung. Tokarczyk (1986) gibt für den Zeitraum Januar bis März (1981 und 1982) durchschnittlich  $157 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-2}$  Chl a an. Dieser Wert wird durch Lipski (1982) bestätigt. Dawson et al. (1985) verzeichnen Werte von  $7.9 \mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$ , das 6-fache des Durchschnitts für die "Meteor"-Reise ANT III von  $1.3 \mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$  (Schneider 1983). Diese Angabe entspricht daher gut den  $\text{mg} \cdot \text{m}^{-2}$ -Daten von Schneider:  $30 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-2} \times 6 = 180 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-2}$ . Nach Tokarczyk (1986) nimmt der Chl a -Gehalt erst von April bis Mai als Folge des eintretenden Winters stark ab. Die jährliche Planktonproduktion dauert folglich in der geschützten Admiralty Bay erheblich länger als im offenen Ozean.

Der im Vergleich zur "Meteor"-Probe höhere Planktongehalt des Seewassers in der Admiralty Bay wirkt sich in erhöhter Häutungsaktivität des Krills in der Bucht aus, kenntlich am statistisch signifikant höheren Prozentsatz der sich häutenden Tiere im Stadium "Moult".

Zieht man die dritte Sommerprobe (Abb. II.3 c, "J. Biscoe") in Betracht, so ist der Anteil der sich häutenden Tiere am größten, und zwar statistisch signifikant doppelt so hoch wie bei der "Meteor"-Probe. Auch hier ist eine Korrelation mit dem Nahrungsangebot im Seewasser möglich: Die während der Forschungsfahrt gemessenen Phytoplanktondaten weisen einen durchschnittlichen Gehalt von bis zu  $100 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-2}$  Chl a auf (Priddle in Vorbertg.) und liegen damit im Bereich der Daten der Admiralty-Bay. Sie sind deutlich

höher als die ozeanischen Werte der "Meteor"-Studie zur gleichen Jahreszeit.

Der Phaeopigmentgehalt im Verdauungstrakt des von den britischen Kollegen während der "J. Biscoe"-Reise gefangenen Krills zeigt zudem einen sehr guten Ernährungszustand der Tiere an (Drs. D. Morris und J. Watkins, pers. Mittlg.). Offensichtlich lagen auch hier, trotz der relativ späten Jahreszeit, noch hohe Planktondichten vor. Dieses ist darauf zurückzuführen, daß das Gebiet zwischen King-George-Insel und Elephant-Insel ein Gebiet hoher Wasserturbulenz darstellt (Stein 1979). Dadurch begünstigt ein hoher Eintrag von Nährstoffen auch noch im Spätsommer die Planktonproduktion. Jazdzewski et al. (1978) finden 1976 in diesem Gebiet zur gleichen Jahreszeit die höchsten Nahrungsaufnahmeraten des Krills im Vergleich zu zahlreichen anderen Gebieten im Bereich des Scotia-Bogens.

Die Ergebnisse der drei umfangreichen Stadienanalysen zeigen also, daß die Häutungsraten während des Sommers verschieden hoch sind und mit dem Gehalt des Seewassers an Phytoplankton zusammenhängen.

Betrachtet man dagegen die Winterdaten, so fällt auf, daß auch zu dieser Zeit noch Chlorophyll a im Wasser vorhanden ist. Dieses gilt sowohl für die Admiralty Bay (Tokarczyk 1986, im Winter 1982), als auch für den Bereich um Südgeorgien (Heywood 1985). Die Daten von Heywood wurden zeitlich parallel zur Probennahme des Krills (Abb. II.3 e, "J. Biscoe") gemessen. Morris und Priddle (1985) kommen zu dem Schluß, daß die von Heywood (1985) angegebenen Phytoplanktonmengen von 30 mg·m<sup>2</sup> ausreichen können, den Grundstoffwechsel des Krills aufrecht zu erhalten.

Eigene Magenanalysen der Winterproben d) und e) ergaben nur undefinierbaren Detritus. Die Analysen der Häutungsstadien zeigten aber, daß trotz des offensichtlich schlechten Ernährungszustands der Tiere noch Häutungen stattfanden (Abb. II.3, d und e). Die Häutungsraten liegen jedoch sehr viel niedriger als im Sommer.

Abschließend ist festzustellen, daß die Häutungsaktivität des Krills offenbar wesentlich von der jahreszeitlich unterschiedlichen Menge des zur Verfügung stehenden Phytoplanktons im Seewasser bestimmt wird. Die Freilandanalysen lassen den Schluß zu, daß E. superba in der Lage ist, ihre Häutungsfrequenz plastisch der Größe des Energieeintrages durch die Nahrung anzupassen.

Die hohe Flexibilität des Häutungsverhaltens im Freiland wird durch die im folgenden Teil (III) der Arbeit beschriebenen Laborexperimente bestätigt. Eine numerische Abschätzung des Wachstums im Freiland wird im folgenden Unterkapitel versucht.

#### Stadienmuster und Häutungsfrequenz

Aus den jahreszeitlich und räumlich bedingten unterschiedlichen Häutungsaktivitäten können Häutungsfrequenzen berechnet werden, wenn es möglich ist, aus dem prozentualen Verhältnis der drei Häutungsphasen Moults, Postmoult und Premoult die durchschnittliche Länge des Häutungszyklus abzuleiten. Damit wäre ein Weg gefunden, die Häutungsintervalldauer unter Freilandbedingungen zu bestimmen. In Verbindung mit dem experimentell ermittelten Häutungszuwachs (Teil III) könnte somit auf Wachstumsraten geschlossen werden. Die berechneten Werte lassen sich sodann mit Daten aus anderen Ansätzen vergleichen, wie etwa mit solchen, die auf Grund von jahreszeitlichen Längen/Häufigkeitsanalysen von Siegel (1986) oder Rosenberg et al. (1986) durchgeführt wurden.

Für ein solches Vorgehen muß eine der beiden folgenden Forderungen erfüllt sein: Entweder muß der relative Anteil der drei Hauptphasen im Häutungszyklus immer gleich sein, oder, falls Phasenverschiebungen z.B. jahreszeitlich bedingt auftreten, muß deren Größenordnung bekannt sein.

Tatsächlich verlaufen die einzelnen Stadien unter

Laborbedingungen sehr gleichmäßig und zeitlich eng eingegrenzt. Die Hauptstadien "Moult", "Postmoult" und "Premoult" betragen hier 20, 33 und 48% der Dauer des Zyklus (s. Abb. II.3, Daten aus Teil III). Folglich könnte man in den Freilandproben entsprechend den Ergebnissen aus den Aquarienuntersuchungen, etwa 20, 30 und 50% der Tiere in den Phasen "Moult", "Postmoult" und "Premoult" wiederfinden.

Zieht man nun wiederum Abb. II.3 zu Rate, so fällt auf, daß die Stadienverteilung der Laboruntersuchung nur mit den Daten der Admiralty-Bay statistisch übereinstimmen. Die Freilanddaten im Sommer in der Admiralty Bay und der experimentelle Ansatz ergeben also gleiche Werte und erfahren so eine erfreuliche, wechselseitige Bestätigung.

Alle anderen Proben zeigen von der Laborprobe signifikant abweichende Verteilungen. Die variierenden Stadienverteilungen können nur so interpretiert werden, daß die relativen zeitlichen Verhältnisse der Stadien untereinander und auch die Gesamtdauer der Zyklen sich in jahreszeitlicher und damit hauptsächlich nahrungsbedingter Abhängigkeit verschieben. Damit ist die eingangs aufgestellte Forderung, daß die Dauer der Stadien zeitlich fixiert sein muß, wenn man die Häutungsfrequenz bestimmen will, nicht erfüllt.

Daraus folgt, wie bereits erwähnt, daß die Größenordnung der Verschiebungen der relativen Anteile der Stadien bekannt sein muß, wenn die Dauer der Häutungsintervalle berechnet werden soll.

Um Aufschluß über die Variabilität der Häutungsphasen zu erhalten, ist ein Vergleich mit den Häutungsvorgängen anderer Crustaceen hilfreich:

Auch von dekapoden Krebsen ist bekannt, daß die Häutungsintervalldauer unmittelbar von der Ernährungslage abhängt (Hartnoll 1982 und 1985). Allerdings gibt Passano (1960) an, daß bei entwicklungsbedingter Verlängerung der Häutungszyklen das proportionale Verhältnis der einzelnen Häutungsphasen zueinander gewahrt bleibt. Die Verlängerung eines Zyklus wird dadurch erreicht, daß eine sogenannte Zwischenhäutungsphase (Drach und

Tchernigovtzeff 1966) oder synonym Anecdysis (Adelung 1971) nach Abschluß der Postecdysis und vor Beginn der Proecdysis eingeschoben wird. Dieses sogenannte "Ruhestadium" wird in der klassischen Nomenklatur nach Drach, auf der das von mir weiterentwickelte Stadiensystem fußt, als C<sub>4</sub>-Stadium bezeichnet. Immer dann, wenn der Krebs eine Häutung abgeschlossen hat und die Ernährungslage ungünstig ist - also keine positive Entwicklung auf die nächste Ecdysis hin möglich ist - verbleibt das Tier für eine bestimmte Zeit in diesem Stadium der Häutungsruhe. Diese Phase dauert so lange an, bis genügend Reservestoffe und Körpergewebe angereichert sind, und es dadurch stoffwechselphysiologisch möglich ist, in die nächste Proecdysis einzutreten. Auch andere Umwelteinflüsse, niedrige, aber auch hohe Temperatur, die Photoperiode oder die Anwesenheit von Artgenossen bei aggressiven brachyuren Krebsen (Bückmann und Adelung 1964) können über diesen Mechanismus häutungsverzögernd wirken (Passano 1960).

Die histologischen und enzymatischen Untersuchungen zur Häutungsphysiologie des Krills (s. Teil I + IV) zeigen, daß die besprochene Ruhephase bei sich aktiv häutendem Sommerkrill wegfällt, also Post- und Proecdysis unmittelbar ineinander übergehen. Auf diese Weise kann eine günstige sommerliche Ernährungssituation optimal genutzt werden. Auch aus den Freilanddaten kann geschlossen werden, daß ein "Ruhestadium" wegfällt: Die Abb. II.3 a-c zeigt, daß die Phase "Postmoult", die das genannte C<sub>4</sub>-Stadium mit einschließt, in den drei Sommerproben jeweils einen angenähert gleichen Prozentsatz einnimmt (17, 20 und 22%). Demgegenüber nimmt jedoch der Anteil der Tiere in der Phase "Moult" in der gleichen Reihenfolge zu, wie die Proecdysisphase umgekehrt proportional abnimmt. Die Postecdysisphase scheint daher im Häutungszyklus des Sommerkrills immer den gleichen Anteil im Häutungszyklus einzunehmen. Dieses Ergebnis bestätigt m.E. die Hypothese, daß bei diesen sich intensiv häutenden Tieren eine Phase der Häutungsruhe wegfällt.

Etwas anders verhält sich der relative Anteil der Postecdysis in den Winterproben. Hier ist der "Postmoult"-Prozentsatz im Vergleich zu den Sommertieren erhöht. Es ist also nicht auszuschließen, daß im Winter das C<sub>4</sub>-Stadium tatsächlich

ernährungsbedingt verlängert ist. Da nur Relativwerte zur Verfügung stehen, ist es noch nicht möglich, das Ausmaß der möglichen winterlichen Verlängerung der Postecdysis abzuschätzen.

Zum Verlauf des Stadiums "Moult" ist festzustellen, daß dieses im Sommer wie im Winter immer ungefähr gleich lange dauern muß: Dieses Stadium umfaßt Krill, der unmittelbar vor der Häutung steht bzw. gerade eine Ecdysis abgeschlossen hat ( $D_3$  und A). Beide Einzelstadien sind gekennzeichnet durch rasch verlaufende physiologische Vorgänge, die erhebliche stoffliche Umschichtungen mitsichbringen. Diese reichen von der Mobilisierung von Reservestoffen, Resorption aus der alten Kutikula, Wasseraufnahme bzw. -abgabe durch Umsteuerung des Ionenhaushalts bis hin zum rapiden Aufbau und Sklerotisierung der neuen Kutikula vor und nach der Häutung (Adelung 1971 und Teil IV). Es ist anzunehmen, daß für den geregelten Ablauf dieser Prozesse ein fester Zeitrahmen notwendig ist. Dieses wird schon daraus ersichtlich, daß z.B. die Erhärtung der Kutikula nicht vorzeitig eintreten darf, da dadurch der Häutungsakt als solcher blockiert würde. Andererseits muß der Panzer nach der Ecdysis schnell hart werden, damit die Schwimmfähigkeit des Tieres erhalten bleibt.

Weiterhin ist von dekapoden Krebsen bekannt, daß es in Bezug auf die Häutung einen "point of no return" gibt (Echalier 1959, Charmantier-Daures 1980). Das heißt, daß Krebslarven, aber auch Adulte bis zu einem bestimmten Zeitpunkt im Häutungszyklus, gewöhnlich im Stadium  $D_2$ , Häutungen noch unterbinden können. Wenn diese kritische Phase überschritten ist, läuft die einmal eingeleitete Ecdysis unabhängig von hormoneller Steuerung bis zur beginnenden Erhärtung der neuen Kutikula ab. Dieses spricht ebenfalls dafür, daß die direkt mit der eigentlichen Ecdysis gekoppelten Prozesse nach festgelegtem Schema ablaufen und daher zeitlich kaum veränderlich sind.

Aus diesen Gründen also nehme ich an, daß das Stadium "Moult" auch im Häutungszyklus des Krills gleich lange dauert, also weder mit dem Ernährungszustand noch der Umgebungstemperatur erheblich variiert (s. jedoch Einschränkung u.).

Welche Konsequenzen ergeben sich nun aus der unterschiedlichen Variabilität der Häutungsphasen für die oben erwähnte Ableitung von Häutungsfrequenzen aus der Verteilung der Hauptstadien?

Das Hauptstadium "Moult" dauert, unabhängig von der Jahreszeit, gleich lange. Eine deutliche jahreszeitliche, ernährungsgekoppelte Veränderung des prozentualen Anteils der unmittelbar häutungsaktiven Tiere ist jedoch offensichtlich.

Das Hauptstadium "Postmoult" macht in den untersuchten Sommerproben einen in etwa gleichen Prozentsatz an der Gesamtprobe aus, liegt in den drei Winterproben jedoch prozentual höher. Diese Phase variiert also in ihrer Dauer mit der Jahreszeit.

Das Hauptstadium "Premoult" verhält sich in den Proben umgekehrt proportional zum Anteil der Tiere im Stadium "Moult".

Auf den Häutungszyklus bezogen, steht also ein zeitlich festgelegter Abschnitt zwei variablen Intervallen gegenüber. Die Dauer des Stadiums "Moult" ist aus der Stadien-Zeit-Serie der Aquariumsuntersuchung (Teil I, S. 9) bekannt und beträgt unter den gegebenen Bedingungen 3.2 Tage. Aus diesem fixen Intervall kann auf die Gesamtdauer des Zyklus hochgerechnet werden, wenn man davon ausgeht, daß je größer der proportionale Anteil des Stadiums "Moult" ist, der Anteil der variablen Stadien entsprechend geringer ist und umgekehrt. Die Häutungsintervalldauer läßt sich dann nach folgender Tabelle berechnen:



Tab. II.3 Häutungsintervalldauer aus dem Anteil der Tiere in "Moult" und der bekannten absoluten Dauer des Stadiums "Moult" (3.2 Tage)

|                            | Sommer |      |      | Winter                                                                        |      | Aquarium |
|----------------------------|--------|------|------|-------------------------------------------------------------------------------|------|----------|
| Probe                      | a      | b    | c    | d                                                                             | e    | f        |
| Anteil %<br>"Moult"        | 21.7   | 30.6 | 41.0 | 6.5                                                                           | 5.3  | 19.7     |
| Häutgs.-<br>interv.<br>d * | 14.7   | 10.5 | 7.8  | 49.2                                                                          | 60.4 | 16.2     |
|                            |        |      |      | * $3.2 \cdot 100[\%]$<br>$x[d] = \frac{\quad}{[\%] \text{ Tiere in "Moult"}}$ |      |          |

Bevor nun mit den so ermittelten, jahreszeitlich bedingten Häutungsfrequenzen im nächsten Unterkapitel weitergerechnet werden wird, sollen einige Anmerkungen zur Kritik des Ansatzes eingefügt werden.

Zuerst wurde vom Häutungsverhalten decapoder Krebse auf das der Euphausiiden geschlossen. Zwar sind beide Krebsgruppen nicht direkt miteinander verwandt, sie stehen sich jedoch sehr nahe. Häutungsabläufe, wie hier beschrieben, werden auch bei anderen Arthropodengruppen gefunden, wie etwa den Insekten. Aus diesem Grund scheinen mir Analogieschlüsse zulässig.

Eine wichtige Voraussetzung für die Berechnung der Häutungsintervallldauern ist, daß das Stadium "Moult" stets gleich lange dauert. Es ist jedoch damit zu rechnen, daß unter Winterbedingungen, also bei niedriger Temperatur, sich die Dauer doch verlängern muß, da alle physiologischen Prozesse dadurch verlangsamt werden. Die berechneten Häutungsintervalle im Winter werden dadurch länger als oben berechnet. Die jahreszeitlichen Wassertemperaturen schwanken in den antarktischen Gewässern jedoch nur zwischen  $-1.9$  und  $+1.5$  °C (Heywood 1985). Ich gehe also davon aus, daß der Temperatureffekt auf das Stadium "Moult" nicht wesentlich oder nur im Rahmen der sonstigen Meßungenauigkeiten verlängernd wirkt. Die Dauer des gesamten Zyklus nimmt temperaturbedingt jedoch erheblich zu (s. Teil III).

Wichtig für die Berechnungen ist weiterhin, daß die Statistik der Häutungsstadien nicht durch schwarmspezifische Häufung einzelner Stadien verfälscht sein darf. Den drei Sommerproben liegen hohe Stichprobenzahlen zugrunde. Außerdem wurden sie jeweils aus einer Vielzahl von Schwärmen entnommen. Daher kann man davon ausgehen, daß tatsächlich ein weitgehend unverfälschtes Stadienbild der Sommerhäutung vorliegt. Die Winterproben wiesen jedoch nur geringe Stichprobenzahlen auf, da es logistisch extrem schwierig ist, Winterproben zu erhalten. Zusätzliche Absicherung können die Winterdaten erst jetzt durch Material erhalten, das von der Polarsternreise ANT V, 1986, stammt und von Proben von einer Winterreise 1987, die mit dem amerikanischen Forschungsschiff RV "Polar Duke" durchgeführt wird. Dieses Material kann jedoch noch nicht im Rahmen der vorliegenden Arbeit ausgewertet werden.

Die Häutungsfrequenz des Krills ist auch von der Größe der Tiere abhängig (s. Teil III). Eine Aufschlüsselung des vorliegenden Materials nach Größenklassen zeigt aber nur geringe Unterschiede in der Abschätzung der Häutungsintervallldauer. Der Faktor Tiergröße wurde daher außer acht gelassen, auch um die Stichprobenzahlen nicht zu verkleinern.

Vergleich der aus verschiedenen  
Freilandergebnissen errechneten Wachstumsraten

Im Folgenden sollen die ermittelten Häutungsdaten (Tab II.3) in Wachstumsraten umgerechnet und mit anderen, kürzlich erschienenen Daten anderer Autoren verglichen werden. Die in Tab II.3 abgeschätzten Häutungsfrequenzen werden zu Grunde gelegt. Zur Berechnung von Wachstumsraten werden aber noch Angaben des Häutungszuwachses benötigt. Hierfür können die Daten aus den Aquarienexperimenten (s. Teil III) verwendet werden. Diese können insofern als "Freilanddaten" eingesetzt werden, als die erste Häutung unter Laborbedingungen der Freilandhäutung zumindestens ähnlich ist (s. ausführliche Diskussion in Teil III).

Dabei sollen zwei Angaben berücksichtigt werden: Der Häutungszuwachs der 1. Häutung im Aquarium unter Einbeziehung aller zur Verfügung stehenden Daten (Tab. II.4), also der positiven bis negativen Zuwächse und die Daten der positiven Zuwächse allein (Tab. II.4;  $\geq 0\%$ ). Um auf Wachstumsraten in mm Größenzuwachs pro Tag umrechnen zu können, wird noch die durchschnittliche Tiergröße benötigt. Hier wird eine Standardlänge von 32 mm zugrunde gelegt. Diese stellt die durchschnittliche Länge der Tiere im Aquarienversuch dar.

Tab.II.4 Wachstumsraten aus Häutungsintervalldauer und Häutungszuwachs eines 32 mm langen Standardtieres

|                     | Sommer |      |      | Winter |      | Aquarium |
|---------------------|--------|------|------|--------|------|----------|
| Probe               | a      | b    | c    | d      | e    | f        |
| Häutgs.-<br>interv. | 14.7   | 10.5 | 7.8  | 49.2   | 60.4 | 16.2     |
| d *                 |        |      |      |        |      |          |
| mm/d                | .125   | .175 | .236 | .037   | .031 | .159     |
| >=0% Zuw.**         |        |      |      |        |      |          |
| mm/d                | .083   | .116 | .156 | .025   | .020 | .105     |
| Alle Zuw.***        |        |      |      |        |      |          |
| * aus Tab. II.3     |        |      |      |        |      |          |
| ** 5.8%             |        |      |      |        |      |          |
| *** 3.8%            |        |      |      |        |      |          |

Die Wachstumsraten, die errechnet wurden aus den im Freiland bestimmten Häutungsfrequenzen in Kombination mit den im Aquarium gemessenen Längenzuwächsen bestätigen, daß Krill saisonal sehr unterschiedlich wächst, und zwar entsprechend der vorgegebenen Ernährungssituation.

Die abgeschätzten winterlichen Häutungsdaten der vorliegenden Untersuchung (Tab. II.4) sind die ersten Angaben dieser Art und liegen im Vergleich zum Sommer eine Größenordnung niedriger. Allerdings wurden die Winterraten zwar anhand von winterlichen Häutungsfrequenzen, aber mit Zuwachsdaten ermittelt, die unter experimentellen Sommerbedingungen, d.h. bei einer Temperatur von +2 °C und guter Ernährung, gemessen wurden. Die erwähnte Plastizität

des Krillwachstums läßt vermuten, daß die realen Winterraten eher noch niedriger sind als angegeben.

Die für den Südsommer abgeschätzten Wachstumsraten können mit zwei kürzlich erschienenen Wachstumsanalysen verglichen werden, die auf Datenmaterial aus dem Freiland gründen.

Die Untersuchungen von Rosenberg et al. (1986) und Siegel (1986) beruhen auf umfangreichen Populationsanalysen auf der Basis hoher Stichprobenzahlen. Hier wurden Längen/Häufigkeitsanalysen benutzt und mit rechnerischen Mitteln Altersklassen eingegrenzt. Die Verschiebung der Längenmaxima im Laufe der Jahreszeiten wurde verwendet, um Lebens-Wachstumskurven des Krills zu ermitteln. Den Berechnungen der genannten Autoren liegen dabei fast vollständige Jahreszyklen zugrunde (Tab.II.5).

Tab. II.5 Literaturvergleich der Wachstumsraten aus  
Freilanduntersuchungen

| Autoren                   | Wachstumsrate<br>in [mm/d]   | Stichprobenzahl<br>[n] | Bezugslänge<br>[mm] |
|---------------------------|------------------------------|------------------------|---------------------|
| =====                     |                              |                        |                     |
| Rosenberg<br>et. al. 1986 | .141                         | 28845                  | 30                  |
| Siegel 1986               | .07*                         | >10000                 | 31 - 36             |
| Buchholz<br>diese Arb.    | .125 - .236**<br>.083 - .156 | 4240                   | 32                  |

\*Siegel, pers. Mtlg.

\*\* Werte aus

Tab. II.4

Die von Rosenberg et al. 1986 ermittelten Sommerwachstumsraten entsprechen den hier abgeschätzten Daten recht gut. Die eigene Untersuchung zeigt jedoch, daß unter guten Nahrungsbedingungen noch höhere Wachstumsraten vorkommen können. Demgegenüber fällt die Angabe von Siegel 1986 verhältnismäßig niedrig aus. Beide Autoren stellen auf Grund ihrer Ergebnisse fest, daß saisonale Effekte das Krillwachstum stark prägen.

Boysen und Buchholz (1984) untersuchten eine gut definierte Population an M. norvegica im Kattegatt und stellten für diese Euphausiide eine gut abgesicherte Lebens-Wachstumskurve auf. Nach Siegel (1986) verläuft diese Kurve genau parallel zu der von E. superba. Der Unterschied zwischen der antarktischen und der borealen Euphausiide besteht nach Siegel (1986) lediglich darin, daß "M. norvegica nach 2.5 Jahren stirbt, während E. superba weiterwächst". Die Tabelle II.5 zeigt, daß der antarktische Krill noch erheblich schneller als von Siegel (1986) angegeben wachsen kann. Dementsprechend ist zu schließen, daß die polaren Bedingungen nicht dazu führen, daß der antarktische Krill langsamer als sein borealer Verwandter wächst. Diese Aussage widerspricht Auffassungen anderer Autoren, die für E. superba ein "ungewöhnlich" langsames Wachstum annehmen (z.B. Ikeda und Thomas 1987, s. auch ausführliche Diskussion in Teil III).

Wachstumsdaten dienen u.A. dazu, Produktionsberechnungen von Meeresorganismen zu erstellen. Wie eingangs ausführlich besprochen, sind Biomasseabschätzungen des Krills besonders wichtig, um zu verhindern, daß das antarktische Nahrungsgefüge empfindlich gestört wird, falls einmal der Krill durch den Menschen in größerem Umfang als bisher genutzt werden sollte. Zum zweiten ist es von grundlegendem wissenschaftlichen Interesse, herauszufinden, inwieweit das Wachstum des Krills von den antarktischen Kaltwasserbedingungen geprägt ist.

Problematisch für Bestandsanalysen scheint mir zu sein, daß das Krillwachstum sehr plastisch ist. Dadurch wird es schwer sein, bessere Feldanalysen als bisher zu erhalten: Je nachdem, ob

regionale Krillkohorten gute oder schlechte Nahrungsverhältnisse vorfinden, schwankt das Wachstum und damit die Längenverhältnisse der Tiere. Ein Indiz dafür ist, daß häufig von erheblichen regionalen Unterschieden in den Längenhäufigkeitsverteilungen berichtet wird (Jazdzewski et al. 1978, Makarov 1983, Siegel 1986). Es ist daher durchaus denkbar, daß sprunghaftes Wachstum in einer Zone reichen Phytoplanktons dazu führt, daß in L/H-Analysen die daraus resultierenden Maxima als Jahresklasse fehlinterpretiert werden (s. auch Makarov 1983).

Das Verschieben von L/H-Verhältnissen kann auch dazu führen, daß tatsächliche Altersklassen in einer breit gestreuten mittleren Größenklasse "verschwinden", in der sogenannten "intermediate size group". Diese wurde in der Literatur intensiv diskutiert (Zus.fassg. in Everson 1977, Makarov 1979, Siegel 1986). Nicht ganz auszuschließen ist m.E., daß die "intermediate size group" ein statistisches Artefakt ist.

Bedingt durch die Besonderheiten des Krillwachstums können Berechnungen von Lebens-Wachstumskurven erheblich verfälscht werden.

Vor dem Hintergrund dieser Unsicherheiten in den bisher vorliegenden Freilanddaten wurde darauf verzichtet, die vorgelegten Ergebnisse in Wachstumsmodelle eingehen zu lassen. Die errechneten Wachstumsraten können jedoch als Anhaltspunkte zur Charakterisierung des Wachstums in der Adoleszenzphase des Krills verwendet werden, der Phase höchster Produktivität (Mauchline 1980 und 1985). Darüberhinaus ist es erstmals möglich, jahreszeitliche und damit gekoppelt, ernährungsbedingte Häutungsraten vorzulegen. Hierbei ergänzen sich Freiland- und Hälterungsversuche in sinnvoller Weise.

Durch die hohen sommerlichen Wachstumsraten bedingt, liegt die Produktion an Krillbiomasse im Südsommer also sehr hoch (Rosenberg et al. 1986). Dieser Produktionsschub wird während der Wintermonate jedoch zu einem beträchtlichen Teil wieder kompensiert. Die hohen Sommerraten allein würden für ein Gesamtlebensalter von 2-3 Jahren sprechen (Rosenberg et al. 1986). Da die Tiere jedoch nur über den kleineren Teil des Jahres effektiv wachsen, berechnen die Autoren ein Lebensalter von 6-7 Jahren. Siegel (1986) errechnet ebenfalls aus L/H-Analysen ein sehr hohes Lebensalter von ca. 5

Jahren. Diese Angaben stehen im Gegensatz zu früheren Abschätzungen von 2-3 Jahren (Everson 1977).

In diesem Zusammenhang sind neueste Erkenntnisse von Marschall (pers. Mtlg.) interessant, die auf der Winterreise 1986 von FS "Polarstern" gewonnen wurden. Hier zeigte es sich, daß Krill während des Südwinters in großen Mengen unter dem Packeis zu finden ist und dort die Epiflora in Form spezialisierter Eisalgen abweidet. Diese Nutzung der Eisflora geht mit einer Reihe von Verhaltensänderungen einher. Die Biomasse der Eisalgen ist trotz der geringen winterlichen Lichteinstrahlung derart hoch, daß angenommen werden kann, daß im Winter die Ernährungslage für den Krill gar nicht so ungünstig ist, wie bisher angenommen wird (Dieckmann, pers. Mittlg.).

Es muß betont werden, daß die hier vorgestellten winterlichen Wachstumsraten nur für Krill gelten, der im freien Wasser gefangen wurde. Falls tatsächlich ein erheblicher Teil der Krillbestände durch Nutzung der Eisflora als Nahrungsquelle im Winter weiterwachsen kann, hätte dieses zur Folge, daß die winterliche Stagnation des Wachstums viel geringer ausfiele als hier diskutiert. Eine wesentlich geringere statistische Lebenserwartung des Krills wäre die Konsequenz.

Abschließend muß also festgestellt werden, daß zur Zeit große Unsicherheiten bestehen, die jahreszeitlichen Wachstumsraten und die Lebensdauer des Krills zu berechnen. Damit wird es schwierig, die Jahresproduktion abzuschätzen. Dieses Ergebnis ist für eine mögliche Krillnutzung von Bedeutung.



### Sexuelle Reifung und Häutung

Im folgenden soll geklärt werden, in welcher Weise sich die Häutungsaktivität mit fortschreitender sexueller Reifung verändert und inwiefern das Wachstum beider Geschlechter dadurch beeinflusst wird.

Betrachtet man zunächst die garnelenartigen Krebse, so zeigt sich, daß die Eier einige Zeit intern reifen und intern befruchtet werden, aber zu einem bestimmten Zeitpunkt extern meist im Carapax- bis Abdominalbereich angeheftet werden. Häufig findet dann auch Brutpflege statt. Während dieses Zeitraumes werden Häutungen bis zum Schlüpfen der Larven unterbunden, da eine Ecdysis zum Verlust der Eier führen würde.

Auch bei den meisten Euphausiiden reifen die Eier intern bis zur Befruchtung. Anschließend werden sie jedoch, bei E. superba aller Wahrscheinlichkeit nach portionsweise (Ross und Quetin 1983, Cuzin-Roudy 1987), ins freie Wasser abgegeben, wo die Larven schlüpfen. Der Zeitraum der Eireifung im Ovar beträgt beim antarktischen Krill sechs bis acht Monate (Mauchline 1985).

Abb. II.5 verdeutlicht, daß in der Schwarmstudie keine geschlechtliche Größendifferenz bei der untersuchten Population besteht. Daraus ist zu schließen, daß die Tiere beider Geschlechter vergleichbar schnell wachsen. Die Ergebnisse zeigen weiterhin, daß mit zunehmender Größe und fortschreitender Reife der Prozentsatz der sich häutenden Tiere abnimmt (Stadium "Moult" Abb. II.4a,b). Diese Abnahme ist beim weiblichen Krill auf den ersten Blick jedoch wesentlich stärker ausgeprägt.

Vergleicht man das Muster der Haupthäutungsstadien jedoch statistisch (Tab. II.2), so ist kein signifikanter Unterschied zwischen den höchsten Reifestadien, bei Männchen MA2 und Weibchen FA4 festzustellen. Mit anderen Worten, die Häutungsfrequenz ist bei beiden Geschlechtern höchster Reife gleich. Man muß also annehmen, daß die Produktion dotterhaltiger Eier keine wesentlich stärkere physiologische Belastung darstellt als die Produktion von

Spermatophoren. Aus diesem Grund ist wahrscheinlich auch kein geschlechtsspezifischer Größenunterschied feststellbar.

Daß die Ovarienreifung häutungshemmend wirkt, wird aber auch dadurch deutlich, daß, wenn der metabolische Belastungsfaktor Eireifung wegfällt, sobald die Eier vollständig abgelaicht sind (Stadium FA5), die Häutungsrate sofort wieder ansteigt.

Es stellt sich also die Frage, inwiefern auch die Männchen durch die Produktion von Spermatophoren belastet sind. Das Männchen heftet jeweils zwei Spermatophoren an das Thelycum, das äußere, weibliche Geschlechtsorgan. Die Übertragungsrate ist sehr hoch, denn fast alle graviden Weibchen (97.6%, n=861) tragen Spermatophoren. Bis auf zwei trugen auch alle frischgehäuteten graviden Weibchen (FA4, n=196) Spermatophoren. Spermatophoren gehen aber mit der Exuvie verloren. Folglich müssen sich häutende gravide Weibchen sofort wieder begattet werden.

Gravide Weibchen häuten sich also weiter, bei jeder Ecdysis verlieren sie aber wieder ihre Spermatophoren. Es werden daher mehr Spermatophoren übertragen als für eine erfolgreiche Fortpflanzung notwendig wäre. Reife Männchen tragen ohne Ausnahme Spermatophoren und müssen daher ständig neue nachproduzieren. In künftigen Energiebilanzen (Clarke und Morris 1983) müßte diesem Faktor physiologischer Belastung der Männchen Rechnung getragen werden.

Die Beobachtung, daß alle frisch gehäuteten graviden Weibchen unmittelbar nach der Häutung schon wieder erneut begattet sind, legt einen weiteren, indirekten Schluß nahe: Männchen scheinen frischgehäutete Weibchen zu "erkennen". Das läßt die Vermutung zu, daß hier ein Pheromon, wenn nicht ein spezifisches, weibliches Sexualpheromon, eine Rolle spielen könnte. Daß Duftstoffe, wie einige organische Säuren und eine Aminosäure von Krill wahrgenommen werden, konnte bereits durch Verhaltensbeobachtungen experimentell belegt werden (Hammer et al. 1983). Bei brachyuren und anderen Krebsen ist die Existenz spezifischer Sexualpheromone eindeutig nachgewiesen worden (Dunham 1978, Seifert 1982).

Die hier dargestellten Ergebnisse können auch als Anpassungen des Krills an den pelagischen Lebensraum gedeutet werden: Die interne Entwicklung und frühzeitige Eiablage in das freie Seewasser ermöglicht es den Tieren, daß die Geschlechtsreifungsprozesse ein gleichzeitiges Längenwachstum nur wenig behindern: Von den im Sommer nutzbaren Energiequellen wird nichts verschenkt. Was trotz Eireifung noch verfügbar ist, wird in Längenwachstum umgesetzt. Größeres Körpervolumen zur Zeit der Geschlechtsreife ermöglicht außerdem höhere Eizahlen (s. auch Hartnoll 1985) und damit größeren reproduktiven Erfolg. Frisch gehäutete gravide Weibchen werden effizient erneut begattet, obwohl damit für die Männchen durch ständige Bereithaltung von Spermatophoren ein Energieverlust einhergeht.

Ein wichtiges Ergebnis wird durch die Aufschlüsselung der Häutungsstadien in fünf statt drei Hauptstadien (Abb. II.6a,b) deutlich: Hier ergeben sich noch klarere Beziehungen zwischen Eiablage und Häutungszyklus. In beiden Geschlechtern nehmen, wie oben dargelegt, die Anteile der häutungsaktiven Tiere ab. Der relative Anteil der mittleren Häutungsstadien nimmt entsprechend zu. Bei Männchen liegen dabei die höchsten Zahlen während des gesamten Reifungszeitraumes im Häutungsstadium BC. Es finden also keine weiteren wesentlichen Stadienverschiebungen im Häutungszyklus statt.

Ganz anders bei den Weibchen: Mit zunehmender Reife nimmt der Anteil der Tiere, die sich im Häutungsstadium D<sub>2</sub> befinden, stetig zu. Ein deutliches Maximum der D<sub>2</sub> - Tiere findet sich im Stadium höchster Gravidität, dem Reifestadium FA4. Das Stadium D<sub>2</sub> verläuft daher langsamer. Das könnte damit zusammenhängen, daß in D<sub>2</sub> die Eier laichreif werden. Nach der Eiablage häutet sich das Weibchen sodann. Auch Cuzin-Roudy (1987 und pers. Mtlg.) kommt auf Grund von Lebendbeobachtungen zu einem ähnlichen Schluß.

Interessant ist weiterhin, daß das Häutungsstadium D<sub>2</sub> auch bereits im Reifestadium FA3 deutlich verlängert ist: folgt man der obigen Argumentation, ist daraus zu schließen, daß auch in diesem Stadium bereits abgelaicht werden kann. Die histologische

Untersuchung von Cuzin-Roudy (1987) zeigte, daß auch in den früheren Reifestadien, vor FA4, immer bereits laichreife Eier vorliegen. Dadurch ist die Voraussetzung für eine portionsweise Ablage von reifen Eiern bereits vor dem Stadium höchster Gravidität gegeben. Diese Aussage deckt sich mit Angaben von Ross & Quetin 1983, die ein 9- bis 10-maliges, portionsweises Laichen während des Südsommers beobachteten.

Dieses Verhalten des Krills sichert einen größeren Reproduktionserfolg und gleichzeitig ein besseres Ausnutzen der kurzen Sommerphase. Die offensichtliche ständige Begattungsbereitschaft der Männchen unterstützt diese Hypothese.

## Zusammenfassung

### Häutung im Schwarm

- 1.) Zum ersten Mal konnte der Häutungszustand des Krills in Beziehung zu anderen Eigenschaften der Tiere in einer großen Anzahl von Schwärmen (38) eingehend analysiert werden.
- 2.) Selbst eng benachbarte Krillschwärme unterscheiden sich im Hinblick auf den Häutungszustand, die Tierlänge und das Geschlechterverhältnis erheblich voneinander. Die Schwärme stellen keine "physiologischen Einheiten" dar, da ein Austausch von Tieren zwischen ihnen stattfindet.
- 3.) In einigen Schwärmen laufen simultane Massenhäutungen ab. Mögliche Mechanismen zur Entstehung der Häutungssynchronie werden diskutiert.
- 4.) Häutungen können als Sortiermechanismus innerhalb oder zwischen Schwärmen wirken.
- 5.) Die hohe Variabilität der Krillschwärme erschwert Bestandsabschätzungen des Krills erheblich.

### Häutungs- und Wachstumsraten

- 1.) Die Häutungsrate der Tiere aus der Schwarmstudie liegt sehr hoch. Aus dem Vergleich mit anderen Sommer-, Spätsommer- und Winterfängen ergibt sich, daß die Häutungsaktivität unmittelbar mit der jahreszeitlich unterschiedlichen Menge des als Nahrung zur Verfügung stehenden Phytoplanktons zusammenhängt.
- 2.) Krill in der offenen See häutet sich während der nahrungsarmen Winterzeit weiter, wenn auch stark verlangsamt.
- 3.) Aus dem Verhältnis der Häutungsstadien zueinander wird in Kombination mit Aquariendaten versucht, das saisonale Wachstum abzuschätzen. Die daraus berechnete hohe sommerliche Wachstumsrate stimmt mit neueren, auf anderer Basis berechneten Literaturwerten überein.
- 4.) Die nahrungsbedingte Flexibilität des Krillwachstums kann zu Fehlinterpretationen bei der Bewertung von Längen/Häufigkeitsdaten und damit zu einer Verfälschung von Produktionsberechnungen führen.

### Sexuelle Reifung

- 1.) Die Eireifung bzw. Spermatophorenproduktion bewirkt bei beiden Geschlechtern eine Herabsetzung der Häutungsrate.
- 2.) Auch gravide Weibchen häuten sich. Reife Männchen sind stets begattungsbereit. Indirekt kann auf die Existenz eines weiblichen Sexualpheromons geschlossen werden.

## Teil III

# Häutung und Wachstum im Aquarium

### PROBLEMSTELLUNG

Zur Wachstumsanalyse können sehr unterschiedliche Ansätze gewählt werden. Der rein fischereibiologische Ansatz wurde erst kürzlich von Siegel (1986) ausführlich beschrieben und zusammengefaßt. Siegels populationsdynamische Berechnungen fußen auf der langjährigen Analyse von saisonalen Längen/Häufigkeitsdaten. Nach Angaben des Autors erlauben die bisherigen Ergebnisse, trotz immensen logistischen Aufwands, doch nur recht grobe Abschätzungen der tatsächlichen Krillproduktion.

Schwierigkeiten ergaben sich vor allem in der Festlegung von Altersklassen, der Grundvoraussetzung in der Populationsdynamik. Bei der Altersklassifizierung könnten auch biochemische oder morphometrische Untersuchungen weiterhelfen. Die ursprünglich vielversprechende Analyse von sogenannten Alterspigmenten (Ettershank 1983) erwies sich jedoch als unzuverlässig (Nicol 1987 und Ergebnisse des 2. Workshops on Krill Physiology, Rimouski, Kanada 1986). Die Methodik, das Alter des Krills morphometrisch, d.h. anhand der relativen Veränderung einer Vielzahl gemessener Körperdimensionen zu bestimmen, steckt noch in den Kinderschuhen und wird vielfach sehr kritisch beurteilt (loc. cit.). Hierzu liegen auch eigene Untersuchungen vor (Morris et al., 1987).

Im Rahmen der vorliegenden Arbeit wurde ein weiterer Ansatz neu entwickelt: es handelte sich hierbei um die Analyse der Häutungsstadien in Freilanduntersuchungen, wie sie im vorangegangenen Teil II der Arbeit vorgestellt wurde. Daraus konnten jahreszeitliche Wachstumsraten abgeschätzt werden. Einige Ergebnisse aus der im folgenden, im Detail zu beschreibenden Aquarienanalyse des Wachstums, mußten dort bereits in die Berechnungen eingehen. In der Schlußbetrachtung wird die Bedeutung der Ergebnisse aus den verschiedenen Ansätzen aus Literatur und

eigener Arbeit nochmals im Überblick erörtert.

Im Teil III der Arbeit werden als experimenteller Ansatz Wachstumsuntersuchungen im Aquarium vorgestellt. Die Aquarienversuche waren unverzichtbar, um unter kontrollierten Bedingungen Erkenntnisse über Wachstumsparameter und Häutungsphysiologie der Tiere zu gewinnen. Bisher wurden dazu kleine Gruppen juvenilen oder adulten Krills, nach längerer Eingewöhnungszeit, individuell gehältert (Mackintosh 1967, Clarke 1976, Murano et al. 1979, Ikeda und Dixon 1982, Poleck und Denys 1982, Segawa et al. 1983, Morris und Keck 1984). Allen zitierten Untersuchungen ist gemeinsam, daß nur unnatürlich geringe bis negative Wachstumsraten beobachtet wurden. Erfolgreichere Experimente wurden von Marschall (in Vorber.) und Ikeda und Thomas (1987) durchgeführt: Die Autoren zogen Krill aus dem Ei heraus auf und hielten die Tiere, bis sie geschlechtsreif waren. Die beiden resultierenden Wachstumskurven zeigen jedoch einen sehr unterschiedlichen Verlauf. Insgesamt kann aus den bisherigen Ergebnissen geschlossen werden, daß die spezielle Hälterungssituation das Krillwachstum stark beeinflusst oder gar beeinträchtigt: Hälterungseffekte sind bei einem solch großen, rein pelagischen Tier in jedem Fall zu erwarten, so daß die Ergebnisse nur Relativaussagen zulassen.

Vor diesem Hintergrund wurden die eigenen Aquariexperimente anders konzipiert. Sie wurden auf einer Landstation in der Antarktis durchgeführt, wo Krill unmittelbar gefischt werden konnte. Aus dem Fang wurden die Tiere ohne Eingewöhnungszeit in die Hälterungssysteme eingesetzt. Davon ausgehend, daß die erste Häutung im Labor noch am besten die Freilandsituation widerspiegelt (sofern eine "Schockhäutung" ausgeschlossen werden kann), konnte aus den darauf folgenden der Hälterungseinfluß abgeschätzt werden. Darüber hinaus wurden die Qualität und Quantität der Futterzugabe experimentell variiert. Ein Hungerexperiment schloß die Experimente über den Einfluß der Ernährungslage auf die Häutungsparameter ab. Zum ersten Mal wurde auch ein Durchflußsystem mit einem geschlossenen Hälterungssystem verglichen. In der ersten Anlage wurde den Tieren natürliches Phytoplankton aus der ständigen Seewasserzufuhr angeboten, in der zweiten wurde Süßwasserplankton verfüttert.

Verwendet wurde sogenannter adoleszenter Krill der Größe zwischen 25 und 35 mm Körperlänge. Diese Tiere wachsen am schnellsten (Hartnoll 1982, Siegel 1986, Marschall, in Vorber.). Außerdem setzen die Geschlechtsreife und damit Energieverluste, die wachstumshemmend wirken (Hartnoll 1985), erst ab ca. 40-42 mm ein. Auch aus logistischen Gründen konnte nur die genannte Größenklasse berücksichtigt werden.



## MATERIAL UND METHODEN

### Fang der Tiere

Die Hälterungsexperimente wurden während eines Forschungsaufenthaltes auf der polnischen Antarktisstation "H. Arctowski" vom 19.11.1982 bis 5.3.1983 durchgeführt. Danach wurde ein Teil der Tiere im Rahmen eines Hungerexperimentes an Bord von FS "Polarstern" gebracht und später im Institut für Meereskunde, Kiel weitergehältert. Dieses Experiment wurde am 5.6.1983 in Kiel beendet.

Der Krill wurde in der Admiralty Bay, King George Island, Süd-Shetland-Inseln gefangen. Dazu wurde ein speziell konstruiertes Ringtrawl (Deinhardt - Alubau, Rendsburg) mit 120 cm Ringdurchmesser und einer Maschenweite von 2 mm verwendet. Der große Netzbecher (10 l) war bis auf die 12 cm breite Einlaßöffnung geschlossen und hatte eine zum Netze hin konische Form (Becherboden: ca. 30 cm Durchmesser). Die große Maschenweite und die Eigenschaften des Netzbeckers sollten den Staudruck des Netzes verringern helfen. Gefischt wurde von Bord des ca 8 m langen Stationsbootes "Dziunia" mit möglichst geringer Geschwindigkeit (1-2 Kn) und kurzer Holzeit von ca. 5 min. Da die Krillschwärme nachts häufig direkt an der Oberfläche anzutreffen waren, fanden die Fänge ausschließlich zur Nachtzeit statt. Zum Teil konnten die Tiere dann auch mit einem Handnetz gefangen werden. Der Inhalt des Netzbeckers wurde schonend in eine 100 l fassende Polyäthylenwanne gegeben. Nach ca. 15 min wurden besonders aktive Tiere der Größenklasse 25-35mm für die Experimente aussortiert und an Land sogleich in die Hälterungssysteme eingesetzt. Diese Maßnahmen dienten dazu, die fangbedingte Belastung der Tiere so gering wie möglich zu halten.

### Hälterungssysteme

Zur Aufstellung der Hälterungssysteme stand ein Kühlcontainer zur Verfügung. Die eingestellte Temperatur betrug während der Experimente  $2 \pm 1$  °C. Die schwache, diffuse Beleuchtung war auf einen Kurztagrhythmus von 8:16 h Helligkeit zu Dunkelheit

eingestellt.

Beide Systeme wurden mit Bedacht so konstruiert, daß ein direktes Berühren oder Hantieren mit den lebenden Tieren auf ein Minimum beschränkt werden konnte.

Durchflußsystem: Der Zulauf für das Durchflußsystem war folgendermaßen installiert: Das Ende des 1-Zoll-Rohres aus Polyethylen war mit Hilfe eines Ankersteines und eines Schwimmers so befestigt, daß die mit einem Grobsieb versehene Öffnung sich etwa einen Meter über dem Meeresboden auf einer Gesamttiefe von ca. 6 m befand. Der Abstand vom Ufer betrug 25m. Auf diese Weise war gewährleistet, daß sedimentfreies Seewasser angesaugt wurde. Gepumpt wurde mit einer Rotorpumpe "Osnajet" mit Kunststoffimpeller (ca. 2000 l/h). In Abständen wurden Proben aus dem Zulauf entnommen, abfiltriert und die Filter qualitativ auf Phytoplankton durchgemustert. Es zeigte sich, daß zu jeder Zeit reichlich unbeschädigte Diatomeen den Aquarien zugeführt wurden. Eine Quantifizierung der Planktonmengen konnte aus technischen Gründen nicht durchgeführt werden. Vergleiche zeigten jedoch, daß die Planktondichte im Aquarienwasser der des natürlichen Seewassers weitgehend entsprach. Die Phytoplanktonbiomasse in der Admiralty Bay ist ganzjährig, bedingt durch reichlichen, landbedingten Nährstoffzustrom, als hoch einzustufen (Tokarczyk 1986).

Die Hälterungsgefäße im Durchflußsystem bestanden aus je 18 Plexiglasröhren aus mit einem Innendurchmesser von 9 cm und einem Fassungsvermögen von je 1.8 l. Die Röhren waren auf eine Lochplatte aufgeklebt. Eine zweite Lochplatte diente als abnehmbare Abdeckung (s. Abb.III.1, S. 91). Diese Einsätze konnten als ganzes in das Wasser einer 80 l fassenden Polyäthylenwanne abgesenkt werden, so daß keine Luft-Wasser-Grenze vorhanden war. Eine solche Grenze ist in der Krillhaltung problematisch (s.u.). Jede dieser Einzelröhren war über eine weitere, kleinere Eheim-Pumpe und ein Verteilersystem an den Seewasserzulauf angeschlossen. Die Zufuhr war so eingestellt, daß der Röhreninhalt innerhalb von ca. 3 min ausgetauscht wurde. Das Wasser strömte durch eine schräg nach oben gerichtete Düsenöffnung in die Behälter ein und zwar derart, daß

eine aufwärts gerichtete, langsame Kreiselströmung entlang der Röhrenwände entstand. Da Krill sehr empfindlich positiv rheotaktisch reagiert, schwammen die Tiere gegen den Strom vorwiegend parallel zur Wandung, ohne diese zu berühren. Krill ist in der Lage, während des Schwimmens zu filtrieren. Auf diese Weise wurde eine gute Nahrungszufuhr gewährleistet, kenntlich am stets tiefgrün gefärbten Hepatopankreas. Die aufwärts gerichtete Strömung diente zugleich als Schwebehilfe. Drei solcher Systeme mit insgesamt 54 Einzelröhren, die jeweils ein Tier beherbergten, wurden eingesetzt. Die Funktion des Systems war schon vor dem Antarktisaufenthalt mit Hilfe von Meganytiphanes norvegica aus dem Kattegat überprüft und optimiert worden.

Geschlossenes System: Das zweite geschlossene System bestand aus jeweils 24 viereckigen 1 l fassenden Kautex-Flaschen aus Polypropylen, die zusammen genau in eine flache Polyäthylen-Wanne paßten. Die Flaschen wurden über ein Verteilersystem einzeln belüftet. Dazu war eine abgeschnittene Plastikpipettenspitze dicht über der Wasseroberfläche angebracht, so daß die Luft in scharfem Strom eingeblasen wurde, die Spitze aber nicht in das Wasser eintauchte. Auf diese Weise konnten keine kleinen Luftblasen entstehen, die sich sonst leicht im Filterkorb der Tiere verfangen. Ausreichende Sauerstoffsättigung war vor Beginn der Versuche mit einer O<sub>2</sub>-Sonde überprüft worden.

Im Boden der Behälter befanden sich zwei Bohrungen. Auf diese Weise konnte das Wasser und Rückstände aus Plankton und Kotschnüren als Ganzes aus der Wanne abgesaugt und ausgewechselt werden, ohne die Tiere übermäßig zu stören.

Der Hals der Flaschen läuft konisch zu. Der Wasserstand war so eingestellt, daß die Oberfläche sich kurz unterhalb des konischen Teil der Flaschen befand. Auf diese Weise waren die Flaschenwände direkt über der Oberfläche schräg. Das ist deshalb wichtig, da Krill die Tendenz hat, seine langen Antennen entlang der Behälterwände über die Wasseroberfläche hinauszuschieben. Durch Adhäsion bleiben die Tiere dann häufig kleben. Durch die Schrägstellung der Wände dicht über der Oberfläche konnte dieses weitgehend verhindert werden.

Insgesamt wurden 4 der geschlossenen Systeme mit insgesamt 96

Einzelflaschen, die auch hier mit jeweils einem Tier besetzt waren, eingesetzt.

Zur Fütterung im geschlossenen System wurde in Vorversuchen natürliches Phytoplankton aus der Admiralty Bay in 20 l fassenden Plastiksäcken in F2-Medium (H. Maske pers. Mtg.) kultiviert. Das so produzierte Plankton reichte jedoch nicht aus, um ausreichend füttern zu können. Daher wurde dazu übergegangen, Süßwasserplankton zu füttern. Dazu wurde der Plankter Chlorella spec. verwendet. Dieser kam in durch Pinguinausscheidungen stark hypertrophierten und dadurch tiefgrün gefärbten Süßwassertümpeln in der Nähe einer Pinguinkolonie nahe der Station vor, und zwar monospezifisch. Die Planktonkonzentration in den Tümpeln betrug ca. 9 - 15 Mio Zellen/l. Die einzelligen Plankter wurden durch ein 10  $\mu$ m - Gazesieb abfiltriert und in Seewasser überführt. Mikroskopische Kontrollen zeigten, daß die Organismen dadurch ihre Geißeln verloren, die 20 bis 50  $\mu$ m großen Zellen aber intakt blieben. Der Krill nahm das zugegebene Plankton begierig auf, wie die typischen Filtrierbewegungen und der bald tiefgrün bis schwärzlich gefärbte Verdauungstrakt bewiesen. In weiteren Vorversuchen wurde die zweitägige (oder auch tägliche, s.u.) Fütterung mengenmäßig mit Hilfe des Kriteriums der intensiven Hepatopankreasfärbung (s.o.) auf ca. 80 ml Planktonsuspension pro Fütterung jedes Tieres eingestellt.

#### Messung von Häutungsfrequenz und Längenzuwachs

Alle Hälterungsgefäße wurden zweimal täglich, morgens und abends, auf Häutungen kontrolliert und die Exuvien abgesammelt. Diese wurden in Eppendorfhütchen sofort auf -20°C eingefroren. Zur Bestimmung des Häutungszuwachses wurde mit Hilfe eines Binokularmikrometers sowohl die Carapax- als auch die Länge eines der distalen Uropoden der Exuvien auf  $\pm 0.1$  mm vermessen. Aus den Größendifferenzen der ersten beiden und weiteren aufeinander folgenden Häutungen wurde jeweils der prozentuale Längenzuwachs berechnet und die Ergebnisse gemittelt. In Stichproben wurde der erhaltene Wert an lebenden Tieren überprüft, indem die Veränderung der Gesamtlänge vor und nach der Häutung auf einen halben mm genau

gemessen und verglichen wurde. Die drei Werte zeigten untereinander nur geringe Abweichungen. Zwischen den Carapax- und Uropodenlängen herrschten klare, lineare Beziehungen, die durch Regressionsrechnungen anhand von 100 Messungen an 24 bis 50 mm großen Tieren dokumentiert wurden. Die Beziehung Uropodenlänge (Upd) zur Gesamtlänge (Gl) lautete:

$$y_{Upd} = .134 \times G_l - .288$$

$$r = .982$$

Carapaxlänge (Cpx) zur Gesamtlänge (Gl):

$$y_{Cpx} = .317 \times G_l - .449$$

$$r = .988$$

### Organisation der Experimente

Insgesamt wurden vier Experimente durchgeführt:

#### 1.) Durchflußsystem - Experiment I und II:

Mit Hilfe des beschriebenen Hälterungssystems sollte der Einfluß der Nahrungsbedingungen auf die Häutungsparameter untersucht werden. Zur Ernährung der Tiere diente das natürliche Phytoplankton im ständigen Seewasserzulauf. Zwei Experimente mit jeweils neu eingesetzten Tieren wurden durchgeführt:

##### Experiment I:

In diesem Versuch war der Zulauf des phytoplanktonhaltigen Seewassers kontinuierlich angestellt. Der stets grün gefärbte Verdauungstrakt der Tiere zeigte einen guten Ernährungszustand an.

##### Experiment II:

Im zweiten Experiment wurde der Durchfluß abgestellt, nachdem etwa die Hälfte der Tiere sich zum ersten Mal unter

Versuchsbedingungen gehäutet hatte. Von da an wurde das vorhandene Seewasser mit Hilfe der kleinen Eheim-Pumpen lediglich rezirkuliert. In zwei- bis drei-wöchigen Abständen wurde das Wasser ausgetauscht, um Ausscheidungsprodukte zu eliminieren. Das Wasser in den Tanks wurde außerhalb der Einsätze belüftet. Da kein Phytoplankton mehr zugeführt wurde, war auf diese Weise eine Hungersituation geschaffen worden.

## 2.) Geschlossenes System - Experiment III und IV:

In die Hälterungsgefäße mit fixiertem Volumen konnten definierte Nahrungsmengen zugegeben und kontrolliert variiert werden. Der Einfluß auf Häutungszuwachs und -intervalldauer war zu untersuchen und mit dem Ansatz im Durchfluß zu vergleichen. Im geschlossenen Hälterungssystem wurden ebenfalls zwei Experimente mit jeweils neu eingesetztem Krill durchgeführt.

### Experiment III:

Im dritten Experiment wurde jeden zweiten Tag eine Chlorella-Suspension von ca. 80 ml/Individ. verfüttert. Die Fütterungsmenge war so eingestellt, daß während der 48h zwischen den Fütterungen der Verdauungstrakt des Krills ständig gefüllt war. Somit war ein gleichmäßig guter Ernährungsstand gesichert.

Nachdem die Tiere sich zum dritten Mal gehäutet hatten, wurde die Fütterungsmenge verdoppelt. Statt in zweitägigen Abständen wurde nun täglich 80 ml/Individ. Chlorella verfüttert.

### Experiment IV:

Im vierten Experiment wurde von Anfang an täglich Chlorella in einer Konzentration von 80 ml/d/Individ. verfüttert.

## ERGEBNISSE

Die Abbildungen zu den Ergebnissen sind auf S. 92 - 97 zu finden.

Die gemessenen Wachstumsparameter Häutungsintervalldauer und Längenzuwachs werden zunächst nach der Hälterungsmethodik getrennt aufgeführt. Anschließend werden weitere Ergebnisse im Überblick dargestellt.

### Experimente im Durchflußsystem (I und II)

Die Ergebnisse sind in Abb. III.2 und Tab. III.1 zusammengefaßt.

Die Häutungsintervalldauer lag in beiden Experimenten vor Beginn des Hungerversuchs (Exp. II), bei geringer Schwankungsbreite, im Mittel zwischen 14 und 16 Tagen. Diese Intervalle sind statistisch gleich. Sobald durch Abstellen des Zuflusses (Exp. II) die Tiere hungerten, verlängerten sich die Häutungsintervalle, und zwar bei der ersten Häutung unter Hungerbedingungen fast auf das Doppelte. Danach verkürzten sich die Intervalle wieder etwas, blieben aber gegenüber den Fütterungsexperimenten deutlich länger. Statistisch sind die Intervalle unter Hungerbedingungen nicht voneinander verschieden, sie unterschieden sich jedoch von den Werten, die während des Durchflusses planktonhaltigen Seewassers ermittelt wurden (H-Test:  $\chi^2 = 51.1 \gg 11.1_{\text{Tab}}$ , Nemenyi-Test :  $p = .05$ ).

Der Häutungszuwachs war in beiden Experimenten bei der ersten Häutung am höchsten. Er betrug jeweils ca. 3%. Die folgenden Häutungen ergaben nur noch geringe Zuwächse, wobei während der Hungerphase im zweiten Experiment im Durchschnitt nur noch negatives Wachstum zwischen -1 und -3% zu beobachten war.

Die Häutungszuwächse unter Hungerbedingungen schwankten stark, so daß der Unterschied zwischen gefütterten und hungernden

Tieren nur schwach statistisch absicherbar ist (H-Test:  $\chi^2=14.4 > 12.6_{\text{Tab}}$ , der Nemenyi-Test ergibt keine signifikanten Unterschiede).

### Experimente im geschlossenen System (III und IV)

Die Ergebnisse sind in Abb. III.3 und Tab. III.1 dargestellt.

Bei einfacher Fütterung im Experiment III häuteten sich die Tiere sehr gleichmäßig mit geringer Abweichung im durchschnittlichen Abständen von 17d (Häutungsintervall 1 und 2; Abb. III.3). Nach Zugabe der doppelten Menge Chlorella verkürzte sich das Häutungsintervall statistisch signifikant auf 14d (H-Test:  $\chi^2=76.5 >> 7.82_{\text{Tab}}$ , Nemenyi-Test:  $p=.05$ ). Auch im Experiment IV bei durchgehend doppelter Futterration betrug das Intervall 14d. Die längeren Intervalle sind untereinander statistisch gleich, von den kürzeren aber verschieden. Die beiden kürzeren sind statistisch ebenfalls gleich.

Eine Verdoppelung der Futtermenge hat also eine erhebliche Erhöhung der Häutungsfrequenz zur Folge.

Der Häutungszuwachs der ersten Häutung unter Versuchsbedingungen ist mit ca. 5% im dritten Experiment und 3% im vierten jeweils der höchste im Vergleich mit den nachfolgenden. Derselbe Effekt wurde auch im Durchflußexperiment (s.o.) beobachtet. Die Zuwächse der 2. bis 4. Häutungen in Exp. III und IV liegen zwischen +2 und -2%. Die geschilderten Unterschiede sind auf Grund hoher Schwankung nicht signifikant.

### Weitere Ergebnisse im Überblick

In den Abbildungen III.2 und III.3 sind Stichprobenzahlen und Standardabweichungen mit aufgeführt. Abnehmende Stichprobenzahlen



deuten nicht auf erhöhte Mortalität hin, sondern es wurden Tiere für andere Experimente (z.B. Stadien/Zeitserie, Teil I) entnommen.

Außerdem konnten nicht alle Exuvien vollständig (Uropodenlänge und Carapaxlänge) vermessen werden. Solche Teilwerte wurden zur Berechnung des Zuwachses nicht einbezogen. Gelegentlich wurden auch Exuvien übersehen - in diesem Falle wurde das Häutungsintervall nicht berechnet.

Die tatsächliche Mortalität lag niedrig. Sie schwankte in den einzelnen Experimenten, auf die Gesamtdauer der Experimente bezogen, zwischen 5 und 10%.

Tab. III.1 gibt eine Zusammenfassung aller Daten sowohl aus dem Durchflußaquarium als auch aus dem geschlossenen System.

Tab. III.1 Zusammenfassende Tabelle der Hälterungsexperimente. Häutungsintervalldauer (HI), Längenzuwachs pro Häutung (% H), Tierlänge (mm), Längenzuwachs der 1. Häutung in mm (mm Zuw.) und tägliche Wachstumsrate (mm · d<sup>-1</sup>).

Durchfluß: Durchflußexperiment, Chlor.: Chlorella-gefüttert;  
In den 4 unteren Zeilen der Tab. ist nur mit positiven Längenzuwächsen (%>=0) gerechnet worden; (n): Stichprobenzahl

| Expe-<br>riment        | HI 1 | HI 2 | HI 3 | %<br>1.H    | %<br>2.H | %<br>3.H | %<br>4.H | mm   | mm<br>Zuw. | mm <sup>2</sup><br>d <sup>-1</sup> |
|------------------------|------|------|------|-------------|----------|----------|----------|------|------------|------------------------------------|
| =====                  |      |      |      |             |          |          |          |      |            |                                    |
| Durchfluß<br>I         | 15.6 | 14.1 | -    | 3.2         | 0.9      | 1.9      | -        | 30.3 | 0.982      | 0.063                              |
| Durchfluß<br>II        | 15.0 | -    | -    | 4.2         | -        | -        | -        | 33.2 | 1.293      | 0.086                              |
| Durchfluß<br>II Hunger | 29.3 | 28.0 | 19.5 | -0.6        | -1.2     | -1.9     | -2.5     | 33.6 | -0.324     | -0.010                             |
| -----                  |      |      |      |             |          |          |          |      |            |                                    |
| Chlor. III             | 16.9 | 17.4 | 13.9 | 4.9         | 0.6      | 1.6      | 1.6      | 29.6 | 1.450      | 0.086                              |
| Chlor. IV              | 13.9 | -    | -    | 2.8         | -1.5     | -        | -        | 30.5 | 0.848      | 0.061                              |
| -----                  |      |      |      |             |          |          |          |      |            |                                    |
| Durchfluß<br>I %>=0    |      |      |      | 6.8<br>(25) |          |          |          |      | 2.039      | 0.131                              |
| Durchfluß<br>II %>=0   |      |      |      | 5.3<br>(17) |          |          |          |      | 1.757      | 0.117                              |
| Chlor. III<br>%>=0     |      |      |      | 6.4<br>(56) |          |          |          |      | 1.906      | 0.113                              |
| Chlor. IV<br>%>=0      |      |      |      | 4.4<br>(42) |          |          |          |      | 1.342      | 0.096                              |

Weitere statistische Vergleiche: Die Häutungsintervalle der einzelnen Versuchsgruppen I und II, bzw. III und IV wurden jeweils untereinander verglichen (s.o.). Darüber hinaus wurden die beiden Ansätze "Durchfluß" und "Geschlossenes System" paarweise verglichen: In der zweiseitigen Varianzanalyse war das erste Häutungsintervall im Experiment I, im Durchflußsystem, hochsignifikant kürzer ( $p=0.001$ ) als das entsprechende im geschlossenen System (Exp. III). Das jeweils erste Häutungsintervall von Exp. II und IV unterscheidet sich dagegen nur geringfügig ( $p=0.05$ ).

Zeitliche Abfolge der Häutungen in Exp. III: Abb. III.4 zeigt alle Häutungen, die sich von Versuchsbeginn bis -ende ereigneten. Auffällig ist, daß die Häutungen ungleichmäßig verteilt sind. Die Abstände zwischen den Modalwerten dieser Gruppierungen liegen zwischen 12 und 17 Tagen. Diese Abstände entsprechen in etwa den in Tabelle III.1 aufgeführten mittleren Häutungsintervallen.

Die Längenzuwächse im Überblick: Die Abb. III.5 faßt alle Zuwächse nochmals zusammen, differenziert nach 1. Häutung (schwarz) und den folgenden (weiß). Der Modalwert der ersteren Gruppe liegt in der Klasse 3.1 - 6.0%, der Modalwert der letzteren ist in der Klasse 0.1 - 3.0 zu finden. Auffällig ist die weite Streuung der Zuwächse von +21% bis -15%.

Längenzuwachs und Häutungsintervalldauer in Relation zur Körpergröße: Die Experimente III und IV der Gruppe im geschlossenen System sind mit besonders vielen Tieren besetzt. Daher wurden in dieser Gruppe noch weitere Einzelheiten ausgewertet:

In den folgenden Abbildungen ist der Zuwachs (Abb. III.6) und die Häutungsintervalldauer (Abb. III.7) gegen die Tierlänge aufgetragen. Es wurden jeweils nur die Daten der ersten Häutungen unter Versuchsbedingungen ausgewertet. Die Beziehung Zuwachs (Zuw) gegen die Tierlänge (Gl) lautet:

$$y_{Zuw} = -0.510 x_{Gl} + 19.7 \quad (r = -0.437)$$

Offensichtlich nehmen die Zuwächse mit steigender Körpergröße ab. Da nur ein enges Größenspektrum zur Verfügung stand, liegt der Korrelationskoeffizient jedoch niedrig.

Die Beziehung Häutungsintervalldauer (HID) gegen die Tierlänge lautet:

$$y_{HID} = -.003 x_{G1} + 15.7 \quad (r = -.005)$$

Die Steigung und der Korrelationskoeffizient gehen gegen Null. Daher ist im getesteten Größenbereich kein Zusammenhang zwischen der Häutungsintervalldauer und der Tierlänge gegeben.

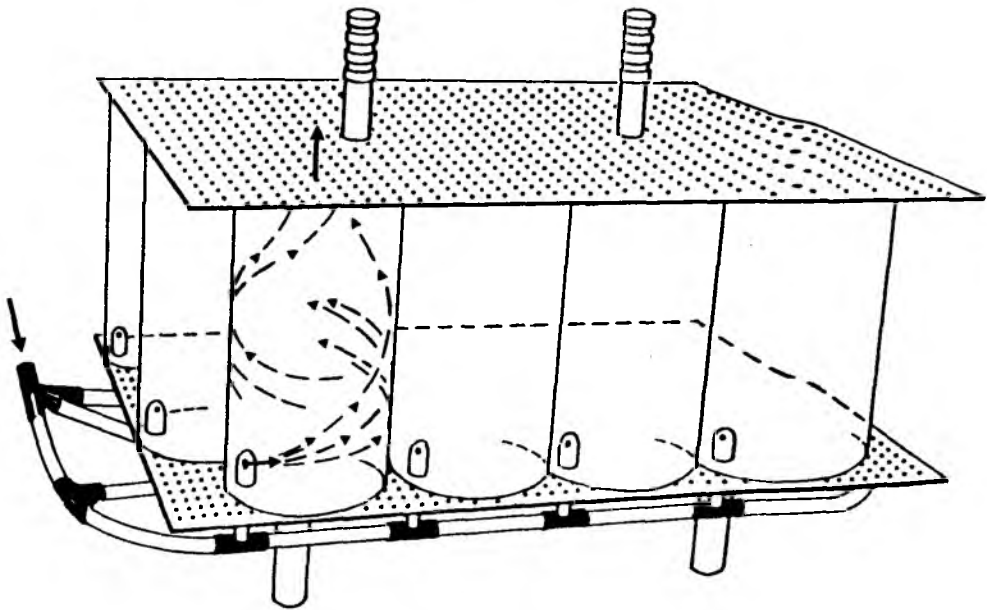


Abb.III.1 Hälterungseinsatz für das Durchflußsystem. Der Zustrom und Verlauf der laminaren Kreiselströmung in den Röhren ist durch Pfeile dargestellt. Jede der 18 Röhren beherbergte ein Tier. Weitere Beschreibung im Text.

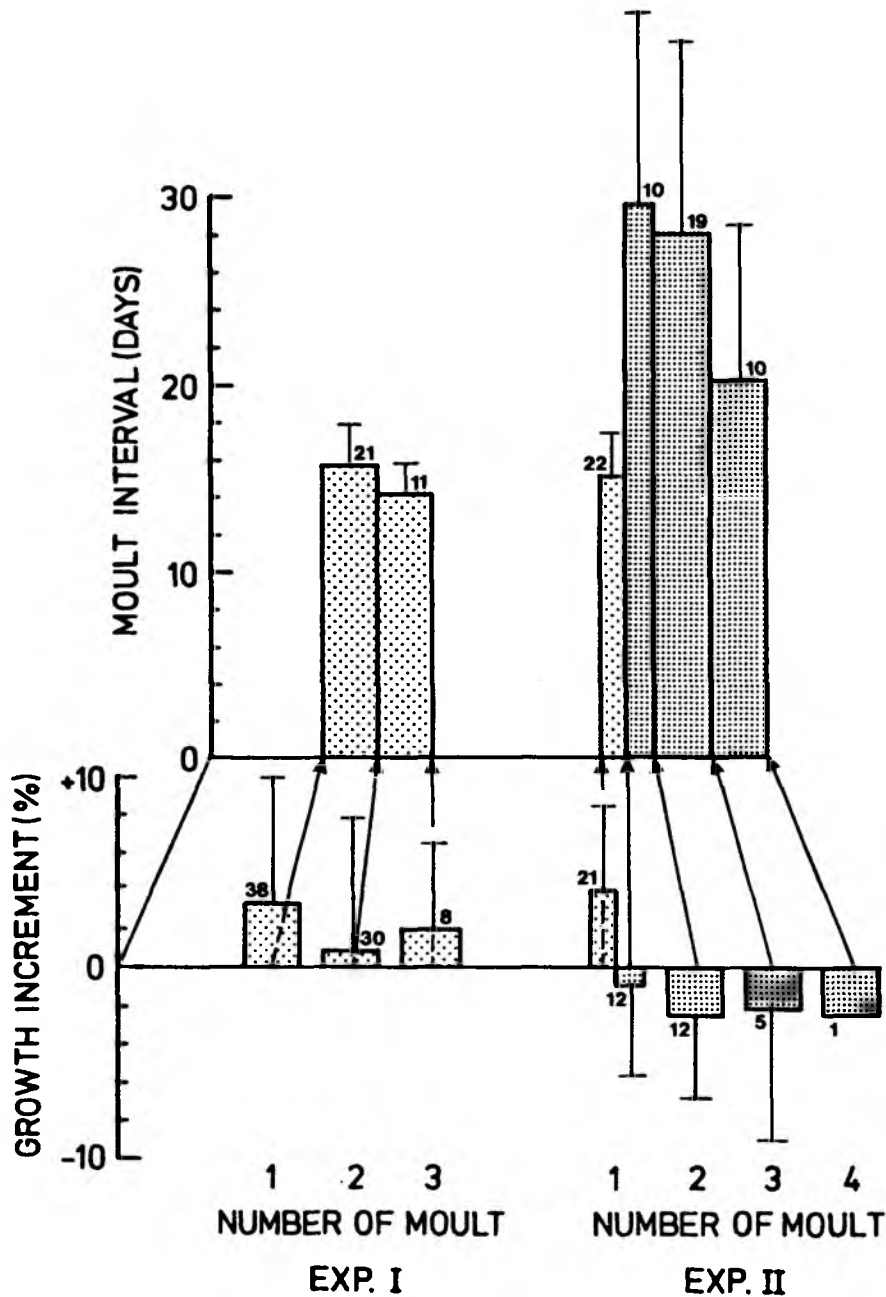


Abb.III.2 Die Häutungsparameter im Durchflußaquarium. Die Häutungsintervalldauer (Moult Interval) in Tagen und der lineare Längenzuwachs (Growth Increment) in Prozent sind getrennt nach Exp.I und Exp.II aufgetragen (MW, SD und n). Die Grenze zwischen Häutungsintervallen entspricht jeweils einer Ecdysis. Ein Pfeil weist jeweils von einem Längenzuwachs auf die dazugehörige Häutung. Die dichtere Rasterung kennzeichnet die Häutungsparameter unter Hungerbedingungen.

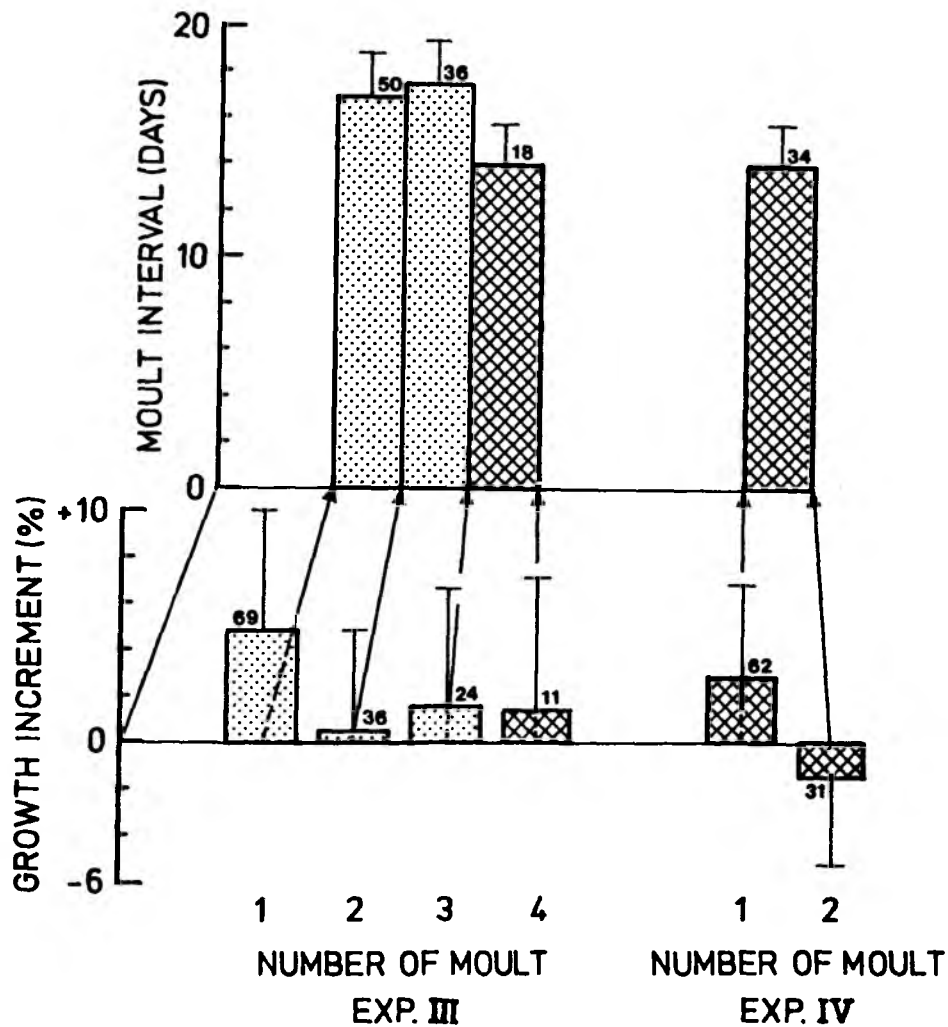
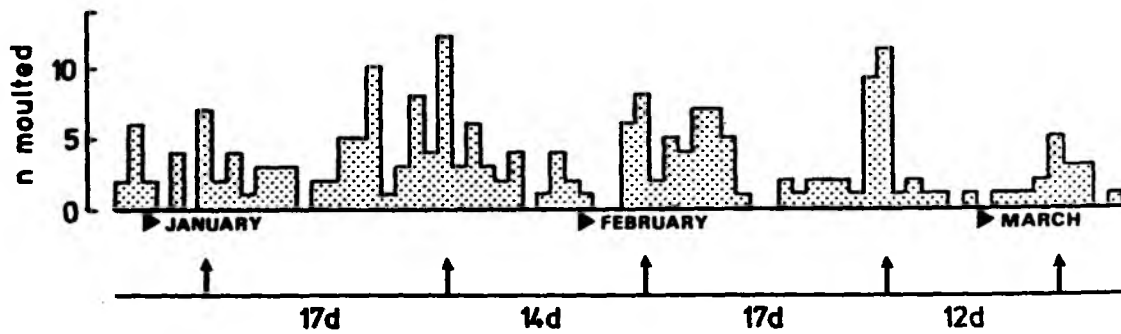


Abb.III.3 Die Häutungsparameter bei Fütterung mit *Chlorella spec.* Die Häutungsintervalldauer (Moult Interval) in Tagen und der lineare Längenzuwachs (Growth Increment) in Prozent sind getrennt nach Exp.III und Exp.IV aufgetragen (MW, SD und n). Die Grenze zwischen Häutungsintervallen entspricht jeweils einer Ecdysis. Ein Pfeil weist jeweils von einem Längenzuwachs auf die dazugehörige Häutung. Das Gitterraster kennzeichnet die Häutungsparameter bei Verdoppelung der Futtermenge.



**EXP. III CHLORELLA**

**Abb.III.4** Zeitliche Abfolge der Häutungen im Exp. III bei Fütterung mit Chlorella spec.. Die Zahl der sich häutenden Tiere (n moulted) ist gegen die Zeitdauer des Experiments aufgetragen. Die Pfeile kennzeichnen Maximalwerte der Häutungshäufigkeiten. Dazwischen ist die Dauer in Tagen (d) aufgetragen.



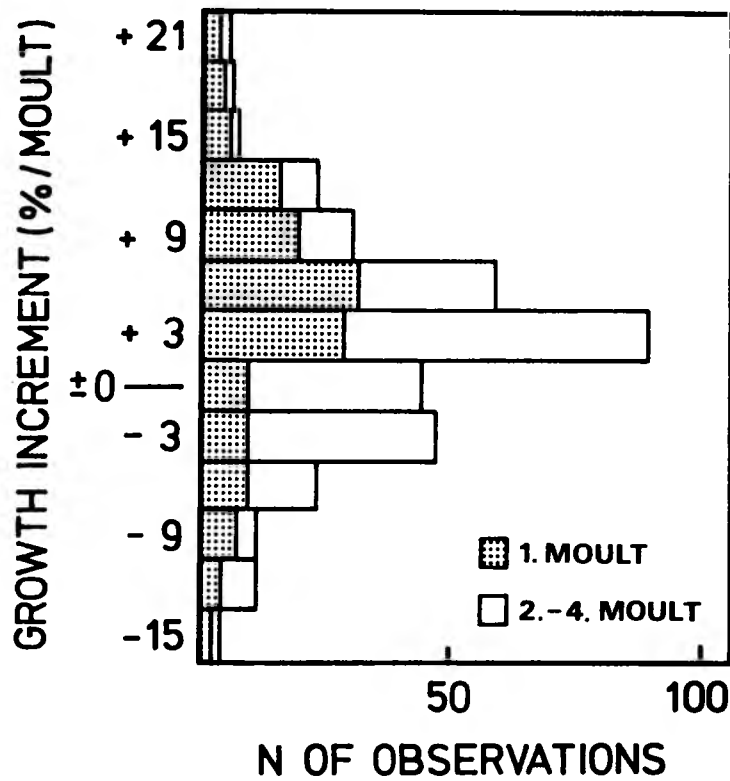


Abb.III.5 Zusammenfassung sämtlicher gemessener Längenzuwächse (Growth Increment) in Prozent pro Häutung aus Exp.I-IV. Erste Häutungen unter Versuchsbedingungen sind durch Raster hervorgehoben.

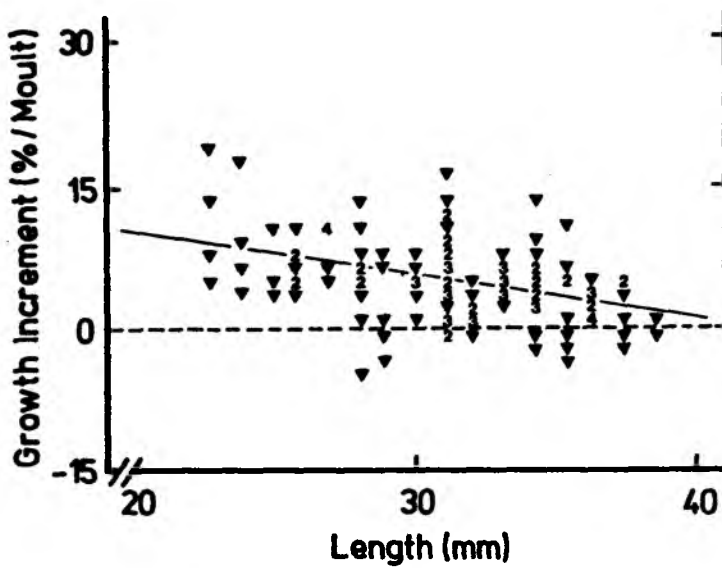


Abb.III.6 Der lineare Längenzuwachs (Growth Increment) in Prozent aller Tiere aus Exp.I+II ist gegen die jeweilige Tierlänge aufgetragen. Dreiecke: Einzelwerte; Zahlen: Mehrfachbestimmungen. Die Regressionsgerade der Messwerte ist eingezeichnet (s. Text).

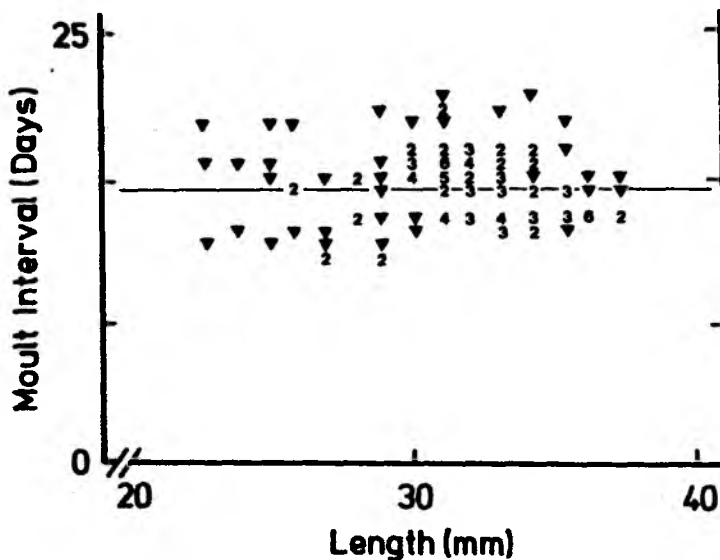


Abb.III.7 Die Häutungsintervalldauer (Moult Interval) in Tagen aller Tiere aus Exp.I+II ist gegen die jeweilige Tierlänge aufgetragen. Dreiecke: Einzelwerte; Zahlen: Mehrfachbestimmungen. Die Regressionsgerade der Messwerte ist eingezeichnet (s. Text).

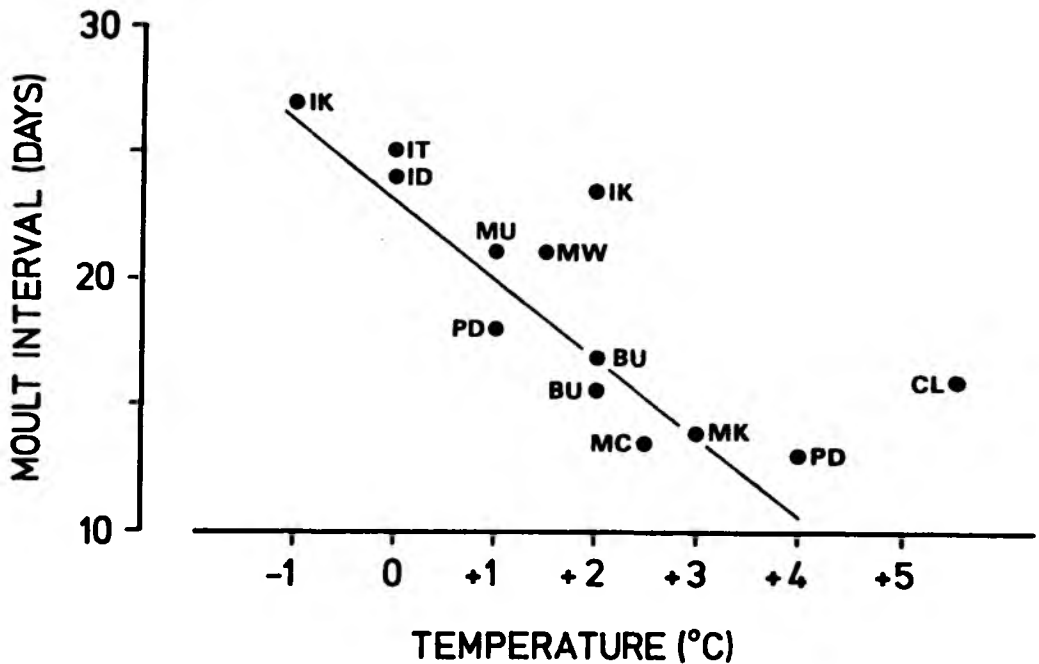


Abb.III.8 Literaturvergleich: Die Häutungsintervalldauer (Moult Interval) in Tagen ist gegen die jeweilige Hälterungstemperatur aufgetragen. Die Regressionsgerade der eingetragenen Werte ist eingezeichnet (berechnet ohne Wert IK und CL).  
Codierung der Meßpunkte:  
BU Buchholz (diese Arbeit); MC Mackintosh (1967);  
CL Clarke (1976); MK Morris und Keck 1984);  
ID Ikeda (im Druck); MU Murano et al. (1979);  
IK Ikeda et al. (1986); MW McWhinnie (1978);  
IT Ikeda und Thomas (1987); PD Poleck und Denys (1982)

## DISKUSSION

### Das Krillwachstum im Aquarium und im Freiland

Durch Verdoppelung der Planktonzugabe im geschlossenen System wird die Häutungsfrequenz signifikant erhöht. Eine Unterbrechung der Nahrungszufuhr im offenen System vermindert dagegen die Häutungshäufigkeit beträchtlich. In beiden Experimenten wird dadurch ein klarer Zusammenhang zwischen der Häutungsintervalldauer und der Ernährungslage deutlich.

Zum Vergleich der Effizienz der zugeführten Nahrungsorganismen Wildplankton oder Chlorella ist festzustellen, daß die anfängliche Dosierung der Süßwasseralge nicht ausreicht, so kurze Häutungsintervalle zu erzielen wie im Durchfluß. Erst wenn doppelt so viel Chlorella gefüttert wird, entsprechen die Häutungsabstände etwa denjenigen bei Wildplanktonfütterung.

Die erste Häutung unter Versuchsbedingungen zeigt in allen Fällen den größten Zuwachs. Die folgenden sind durch geringeres oder sogar in einem Fall durch negatives Wachstum gekennzeichnet. Dieser Befund ist m.E. eine Reaktion auf die, trotz aller Bemühungen, immer noch ungünstigen Hälterungsbedingungen. Der gleiche Effekt ist auch von Morris und Keck (1984) beobachtet worden, bei deren Hälterungsexperimenten im Rahmen gemeinsamer Zusammenarbeit ein Prototyp des hier eingesetzten Durchflußaquariums erprobt wurde.

Die Größenordnung des Häutungszuwachses ist in beiden Versuchsansätzen gleich. Die Verdoppelung der Nahrungszufuhr im Chlorella-Experiment steigert den Zuwachs nicht so deutlich wie die Häutungsfrequenz. Allerdings werden die Tiere im Durchschnitt kleiner, wenn sie im Hungerexperiment von der Nahrungsquelle gänzlich abgeschnitten werden.

Zusammenfassend ist festzuhalten, daß Krill auf Veränderungen in der Ernährungslage in doppelter Hinsicht sehr empfindlich

reagiert, und zwar sowohl durch Veränderung der Häutungsfrequenz als auch des Zuwachses.

Ein solches Verhalten ist nicht unbedingt typisch für einen Krebs. Adelung (1971) stellte in seiner grundlegenden Schrift zur Häutungsphysiologie der dekapoden Krebse an der Strandkrabbe Carcinus maenas fest: Wenn die Ernährungslage experimentell variiert wird, ändert sich die Häutungsfrequenz erheblich, während der Größenzuwachs weitgehend gleich bleibt. Er beschreibt dieses Phänomen als grundlegenden Mechanismus der Häutungssteuerung: "Die Befunde zeigen, daß normalerweise die Tiere sich immer dann häuten, wenn ein bestimmter Wachstumszustand erreicht ist, der einen bestimmten Größenzuwachs garantiert. Der wichtigste 'Schrittmacher' für den Häutungsrythmus sind demnach Wachstumsvorgänge". Die Strandkrabbe ist im Hinblick auf die Häutungsphysiologie das bestuntersuchte Modelltier. Nach Adelung (1971) sind Ergebnisse, die an diesem "physiologischen Modellkrebs" gewonnen wurden, auf andere Crustaceengruppen übertragbar.

Hartnoll (1982) beleuchtet in seinem Kapitel "Growth", erschienen im Standardwerk "Biology of Crustacea" (Hrsg. Bliss) die Zusammenhänge zwischen Häutungs- und -intervalldauer eingehend. Er kommt zu folgendem Schluß: "Although there is agreement that a deficiency in either quality or quantity of food depresses the rate of crustacean growth, there is debate as to whether this operates predominantly by reducing the increment or lengthening the intermolt. ... In fact, the great majority of studies indicate that both effects occur together, with considerable interspecific variation in their relative importance; the conflicting examples" (zahlreiche Zitate) "are merely at opposite ends of this spectrum."

Die eigenen Ergebnisse zeigen (s. auch Buchholz 1983), daß der antarktische Krill ein Vertreter ist, der beide Wachstumsgrößen empfindlich der Ernährungssituation anpaßt. Er entspricht damit also nicht dem Modelltier C. maenas, sondern es konnte erstmalig nachgewiesen werden, daß er in seinem Häutungsverhalten der Hartnollschen Hypothese entspricht (s. auch Buchholz 1983).

Die physiologische Ursache dafür kann in der typischen, extrem fleckenhaften Verteilung des antarktischen Phytoplanktons

liegen. Nach Angaben von Schneider (1983) ist die Phytoplanktonproduktion im atlantischen Sektor der Antarktis, der gleichzeitig ein Gebiet höchster Krillproduktion ist, im Vergleich zu anderen Meeresgebieten nicht besonders hoch. Das ist insofern erstaunlich, da das Gebiet nicht nährstofflimitiert ist (El Sayed 1977). Der hohe Nährstoffeintrag ist durch hohe Wasserturbulenzen bedingt, die auf der anderen Seite aber auch ein ungestörtes Planktonwachstum beeinträchtigen. Immer dann, wenn eine stabile Schichtung zustandekommt, ist eine hohe Produktion die Folge, die in den meisten Fällen aber nur kurzfristig Bestand hat. Andere Faktoren, die diese erwiesenermaßen fleckenhafte Verteilung bedingen, sind in El Sayed und Weber (1982) diskutiert.

Der Krill trifft also, abgesehen von stark ausgeprägten, saisonalen Unterschieden, ständig örtlich wechselnde Nahrungsverhältnisse auch während des verhältnismäßig produktionsreichen Südsommers an. Wenn nun Krill auf ein reiches Phytoplanktonpatch trifft, wird dieses optimal genutzt, indem sowohl die Häutungsfrequenz als auch der Zuwachs vergrößert wird. Daß Krillschwärme mit extrem hoher Häutungsaktivität vorkommen, zeigen die Untersuchungen im vorangegangenen Teil der Arbeit. Die Wachstumsparameter dürften während der Zeit der Suche nach dem nächsten Planktonfleck anschließend genauso abrupt zurückgehen.

Der Längenzuwachs im Aquarium kann von -15 bis +21 % pro Häutung variieren. Die hohe Streuung der Werte ist sicherlich einerseits durch die physiologische Vorgeschichte der gehälterten Tiere geprägt. Andererseits demonstrieren die Werte aber auch die enorme, individuelle Reaktionsmöglichkeit.

Die beobachtete Flexibilität des Krillwachstums kann als antarktische Adaptation gewertet werden.

#### Häutungssynchronie im Aquarium

Bereits Mackintosh (1967) und Clarke (1976) beobachteten, daß Krill, der individuell in getrennten Gefäßen gehältert wurde, sich annähernd zum gleichen Zeitpunkt häutete. Beide Autoren führten an,

daß entweder der Fangschock oder ein unspezifischer Stimulus, ausgehend von der Überführung in die Hälterungssituation häutungssynchronisierend gewirkt haben müsse.

Die eigenen Ergebnisse zeigen ebenfalls, daß sich der aquariengehälterte Krill weitgehend simultan rhythmisch häutete, kenntlich an der Häufung von Häutungen an bestimmten Tagen. Wäre keine Häutungssynchronie vorhanden, wären jeden Tag in etwa gleich viele Häutungen zu erwarten.

Die Modalwerte der jeweils höchsten Häutungshäufigkeiten nach Einsetzen (Abb. III.4) liegen 12 bis 17 Tage auseinander. Berücksichtigt man die Unschärfe, die durch Anwenden von Modalwerten statt von Mittelwerten entsteht, stimmen die Häutungsmaxima recht gut mit den Mittelwerten der individuell ermittelten Häutungsintervalle überein (s. Tab. III.1, S. 88) - ein weiteres Indiz für Häutungssynchronie.

Um zu entscheiden, ob es sich um ein bloßes Hälterungsartefakt oder eher um die Fortsetzung des Häutungsgeschehens im Freiland handelte, wurden die Häutungsstadien einer Unterprobe der Versuchstiere vor Einsetzen in die Aquarien bestimmt. Dabei wurde festgestellt, daß sich 17 von 36 untersuchten Tieren in den mittleren Häutungsstadien befanden, also im Mittel etwa noch 8 Tage von der nächsten Häutung entfernt waren, wenn man berücksichtigt, daß das durchschnittliche Häutungsintervall bei 16 Tagen liegt. Die höchste Häutungshäufigkeit nach Einsetzen in die Aquarien tritt am Tag 7 auf (s. Abb. III.4) und stimmt daher recht gut mit dem Stadienmuster überein. Die Streuung um den Modalwert am siebten Tag würde dann den Intervallen der restlichen Tiere entsprechen, die zu Beginn des Experiments gerade frisch gehäutet waren oder kurz vor der Ecdysis standen. Das bedeutet, daß die Tiere im Experiment aus einem sich häutungssynchron entwickelnden Freilandschwarm stammten.

Da die Tiere sich erwartungsgemäß nach 7 Tagen häuteten, sind "Schockhäutungen", induziert durch den Fang oder hälterungsspezifische Stimuli nicht wahrscheinlich.

### Die Wachstumsparameter in Abhängigkeit von Körpergröße und Hälterungstemperatur

Wie eingangs erwähnt, wurde absichtlich Krill aus einer eng begrenzten Größenklasse für die Aquarienversuche verwendet. Es handelte sich dabei um adoleszente Tiere mit einer Körperlänge um 30 mm.

Trotz des geringen Größenspektrums ergibt sich eine Beziehung zwischen Größe und Häutungszuwachs: je größer die Tiere sind, desto geringer ist der Zuwachs und umso häufiger findet auch negatives Wachstum statt (Abb. III.6). Dieses Ergebnis entspricht der Hypothese von Mauchline (1977), der einen solchen Zusammenhang allgemeingültig für Krebse feststellt. Folgt man seiner Argumentation, so müßte sich allerdings auch die Häutungsintervalldauer mit der Größe verändern, und zwar sollte diese mit zunehmender Größe ansteigen. Die eigenen Ergebnisse zeigen jedoch, daß eine solche Beziehung für den hier untersuchten Krill nicht gilt (Abb. III.7).

Möglicherweise hat jedoch nur das Größenspektrum zur Darstellung der Abhängigkeit Häutungsintervalldauer/Größe nicht ausgereicht. Es ist auch nicht auszuschließen, daß die negativen Auswirkungen der "unnatürlichen" Hälterungssituation eine solche Beziehung teilweise überdecken.

Aus logistischen Gründen konnten während der Experimente auf der Antarktisstation Tiere nur bei einer Temperatur von 2 °C gehältert werden. Reiht man die eigenen Werte in Literaturwerte ein, so ergibt sich ein klarer Zusammenhang zwischen Häutungs-frequenz und Temperatur (s. Abb. III.8). Danach scheint sich die Häutungsintervalldauer bei einer Erhöhung der Hälterungstemperatur um 30°C zu halbieren.

Da von allen Autoren etwa gleich großer, adoleszenter Krill verwendet wurde, ist ein Vergleich zulässig. Nur zwei Werte fallen aus der Beziehung heraus, erklärbar dadurch, daß Ikeda et al (1986) z.T. Tiere bis 47 mm verwenden und die Daten von Clarke (1976) auf Krill aus den weiter nördlichen Gewässern um Südgeorgien fußen, der anders temperaturadaptiert sein kann.

Ein Vergleich zu anderen Krebsen ergibt, daß sich bei einer



Temperatursteigerung um 10 °C die Häutungsintervalldauer nur um zwei Drittel (M. norvegica, Fowler et al. 1971) bzw. ein Drittel (C. maenas, Bückmann und Adelung 1964) verkürzt. Der entsprechende Temperatureffekt ist folglich bei diesen Tieren wesentlich geringer ausgeprägt. Hartnoll (1982) bestätigt den Zusammenhang zwischen Temperatur und Häutungsfrequenz als allgemeingültig für Krebse, allerdings ist der Einfluß sich ändernder Temperaturen unterschiedlich groß, so daß kein generelles Muster erkennbar ist. Für E. superba bestreiten Ikeda et al. (1986) eine Abhängigkeit, jedoch ist die in Abb. III.8 ersichtliche Beziehung für Krill so eindeutig, daß die Interpretation von Ikeda et al. fraglich erscheinen muß.

Ein Zusammenhang zwischen Längenzuwachs und Temperatur konnte nicht hergestellt werden. Dem entspricht, daß auch Hartnoll (1982) keinen oder höchstens einen unklaren Zusammenhang zwischen Häutungszuwachs und Temperatur feststellt.

Die erhebliche Steigerung der Häutungsfrequenz bei geringem Anstieg der Wassertemperatur kann als antarktische Adapatation gewertet werden. In der Antarktis erwärmt sich das Oberflächenwasser von -1.5 auf Werte um +2°C während des Südsommers (z.B. Heywood 1985). Dieser geringfügige Unterschied kann bereits das Wachstum stark beschleunigen. Auf diese Weise kann auch die kurze Periode hoher Planktonproduktion optimal für das Wachstum genutzt werden.

#### Vergleich von Aquarienversuchen

Die Tabelle III.2 führt die Ergebnisse bisheriger Hälterungsexperimente auf und dient zu ihrem Vergleich. Bis auf die eigenen Versuche und den Vorversuch (Morris und Keck 1984) wird Krill nach längerer Eingewöhnungszeit im Aquarium einzeln in ½ bis 10l fassenden Glasgefäßen gehältert. Entweder wurde durch mehr oder weniger häufigen Austausch von phytoplanktonhaltigem Seewasser aus dem Feld oder durch Zugabe von Wild- oder gezüchtetem Plankton

Tab. III.2 Vergleichstabelle der Hälterungsdaten

| Autor                   | Gefäß-<br>Vol. [l]   | Gefüttert<br>mit            | Häu-<br>figkt. | W.-Temp.<br>[°C] | HID<br>[d]                         | Zuwachs<br>[%]             | W.-rate<br>[mg/d]            | Größe<br>[mm]       |
|-------------------------|----------------------|-----------------------------|----------------|------------------|------------------------------------|----------------------------|------------------------------|---------------------|
| Mackintosh<br>1967      | 3                    | Wasserwechsel               | tägl.          | 1 - 4<br>(2.5)   | 14 ± 1                             | neg. - 0                   | -                            | 22 - 23             |
| Clarke<br>1976          | 7                    | Wasserwechsel               | wöchtl.        | 3 - 8<br>(5.5)   | 10 - 22<br>[16]                    | neg. - 0                   | -                            | 28 - 39             |
| McWhinnie<br>1978       | .5 - 1               | Wildplankton                | tägl.<br>5x    | -1 - +3<br>(1.5) | 15 - 27<br>[21]                    | -                          | .025 (.220)                  | 21 - 34             |
| Murano<br>et al. 1979   | 1                    | Gezüchtetes<br>Mikroplankt. | -              | 1                | 18 - 24<br>[21]                    | neg. - 7.9+                | - (.036)                     | 17 - 38             |
| Poleck &<br>Denys 1982  | 1                    | Wildplankton                | tägl-<br>3x    | 1<br>4           | 18 ± 1<br>13 ± 1                   | neg. - 4.3                 | .006 (.037)*<br>.031 (.068)* | 25 ± 2<br>26 ± 2    |
| Morris &<br>Keck 1984   | .6                   | Wildplankton<br>Durchfluß   | konst.         | 1 - 5<br>(3)     | 14 ± 2                             | -9.2 ± 5.6*<br>(-13 - +19) | - (.141)*                    | 26 ± 5              |
| Ikeda<br>et al. 1986    | 1 - 4                | Gezüchtetes<br>Mikroplankt. | wöchtl.        | -1<br>2          | 22 - 30<br>[26]<br>22 - 25<br>[24] | neg. - 2.7<br>-            | - (.070)<br>-                | 25 - 47             |
| Ikeda & Thomas<br>1987  | 2                    | Gezüchtetes<br>Mikroplankt. | wöchtl.        | 0                | 23 - 27<br>[25]                    | -                          | .047 (.089)+                 | 17 - 30             |
| Ikeda<br>im Druck       | ? - 10               | Gezüchtetes<br>Mikroplankt. | wöchtl.        | 0                | 22 - 26<br>[24]                    | 2.8                        | .041                         | hier nur<br>26 - 41 |
| Marschall<br>in Vorber. | 1 - 5                | Gezüchtetes<br>Wildplankt   |                | 0                |                                    |                            | .089                         | 32                  |
| Buchholz<br>diese Arb.  | 1.8                  | Wildplankt.<br>Durchfluß    | konstant       | 2                | 16 ± 2                             | 6.8 ± 4.8*                 | .063 (.131)*                 | 30 ± 3              |
|                         |                      | Chlorella                   | tägl.          | 2                | 17 ± 2                             | 6.4 ± 4.0*<br>(-15 - +21)  | .086 (.113)*                 | 30 ± 3              |
| Mauchline<br>1980       | Theoretisches Modell |                             | -              | -                | 17.3                               | 7.2                        | .128                         | 31                  |

[ ] Mittelwerte

+ Einzelwert  
\*( ) Zuwachs >0

gefüttert. Meist beruhen die angegebenen Daten auf geringen Stichprobenumfängen, im Kontrast zur vorliegenden Arbeit, der über 600 ausgewertete Häutungen zu Grunde liegen. Bei zwei Experimenten (Ikeda, im Druck und Marschall, in Vorber.) wird Krill aus dem Ei heraus gezogen und bis zur Geschlechtsreife gehältert.

Die Versuchstemperaturen liegen verhältnismäßig dicht zusammen, zwischen  $-1$  und  $+4$  °C, nur eine Untersuchung von Clarke (1976) verzeichnet höhere Temperaturen von bis zu  $+8$  °C. Trotz des engen Temperaturspektrums ergibt sich eine klare Abhängigkeit zur Häutungsintervalldauer, wie oben bereits dargelegt. Durch diese eindeutige Beziehung ist der weite Bereich der mittleren Häutungsintervalle von 30 (Ikeda und Thomas, 1987) bis 13 Tagen (Poleck und Denys, 1982) ohne weiteres einzuordnen und erklärbar (s. auch Abb. III.8).

Versucht man die Längenzuwächse miteinander zu vergleichen, so stößt man auf Schwierigkeiten: Häufig wird der Zuwachs in den Publikationen nicht unmittelbar aufgeführt. Zum Teil mußten die hier angegebenen Werte aus Abbildungen entnommen oder aus anderen Angaben berechnet werden (z.B. bei: Murano et al, 1979; Ikeda et al., 1986; Ikeda, im Druck). Offensichtlich wird die Bedeutung des Zuwachses als wachstumsbestimmende Größe neben der Häutungsfrequenz unterschätzt.

In der Mehrzahl der Publikationen wird über negativen oder ausbleibenden Längenzuwachs berichtet. Die höchsten Werte sind, bis auf einen Einzelwert bei Murano et al. (1979), bei Morris und Keck (1984) und bei den eigenen Untersuchungen zu finden. Dieses betrifft bei den letzteren Angaben sowohl die Durchflußhalterung als auch die Chlorella-Experimente. Aber auch hier treten negative Zuwächse in folgender Häufigkeit auf (nur erste Häutungen): Morris und Keck (1984): 20% (n=10); vorl. Arbeit: a) Durchfluß 25% (n=131), b) Chlorella 25% (n=56).

Als Vergleichswert für Wachstumsraten hat sich die Angabe mm pro Tag eingebürgert. Meines Erachtens ist diese Ausdrucksweise nur bedingt sinnvoll, da sie dem typischen sprunghaften Häutungswachstum

der Crustaceen nicht Rechnung trägt. Da aus den Arbeiten, wie erwähnt, selten Häutungszuwächse zu entnehmen sind, die mit Häutungsfrequenzen in Beziehung gesetzt werden können, muß jedoch die genannte Maßeinheit für den Literaturvergleich dienen.

Auffällig auf den ersten Blick ist, daß geringe Wachstumsraten vorherrschen, wenn Null- und Negativzuwächse in die Berechnungen mit eingehen. Die Raten reichen von nicht feststellbarem Wachstum (Mackintosh 1967, Clarke 1976, Murano et al. 1979, Ikeda et al. 1986: enthält Angaben von Ikeda and Dixon 1982, daher nicht extra aufgeführt) bis zu .031 mm/d bei Poleck und Denys (1982). Die Angaben von Ikeda (Im Druck) sowie Ikeda und Thomas (1987) liegen bei .041 und .047 mm/d. Diese Autoren stellen im Vergleich zu ihren früheren Angaben fest, daß die neueren, höheren Daten durch verbesserte Planktonzuchten bedingt sind.

Die eigenen Daten mit .063 (Durchfluß, Exp. I) und .086 mm/d (Chlorella, Exp.III) liegen demgegenüber jedoch noch deutlich höher. Ähnlich hohe Raten werden nur von Marschall (.089 mm/d) erzielt, die aus seiner Lebenswachstumskurve für Laborkrill, für die Tiergröße 32 mm geltend, entnommen sind (vorläufige Werte, pers. Mtg.).

Das Bild bleibt unverändert, wenn ausschließlich positive Größeninkremente zur Berechnung der Wachstumsraten herangezogen werden. Hier liegen die Mittelwerte des Vorversuches (Morris und Keck 1984) und die eigenen Daten eine Größenordnung höher als die übrigen Angaben. Zum weiteren Vergleich sind noch Maximalraten einzelner Krillindividuen aus einigen Studien mit aufgenommen worden (vergl. Tab.III.2). Die Maximalraten der eigenen Untersuchung korrespondieren mit Werten aus einem weithin akzeptierten (Hartnoll 1982 u. 1985) Wachstumsmodell für Krill von Mauchline (1980). Für die Tiergröße 32 mm, die der hier verwendeten entspricht, ergeben sich daraus Angaben für Häutungszuwachs, Häutungsintervalldauer und tägliche Wachstumsrate, (Tab. III.2, letzte Zeile), die mit den eigenen experimentellen Daten sehr gut übereinstimmen.

Als Ursache für die Diskrepanz der Wachstumsraten können verschiedene Effekte in Betracht gezogen werden. Erheblich ist sicherlich der Einfluß der speziellen Aquarienkonstruktion und die

sich daraus ergebende unterschiedliche Notwendigkeit, mit den lebenden Tieren zu hantieren, wodurch der Wachstumsfortschritt gestört werden kann. Die Wirkung solcher Einflüsse ist jedoch nur schwer abzuschätzen. Besser zu beurteilen sind die Effekte der beiden Parameter Hälterungstemperatur und Ernährungsqualität:

Die Versuchstemperaturen von Morris und Keck (1984) und die der eigenen Experimente mit 3 bzw 2 °C liegen im oberen Bereich der Literaturwerte. Wie bereits dargelegt, resultieren daraus höhere Häutungsfrequenzen.

Zu der hier verwendeten Hälterungstemperatur von 2 °C ist noch anzufügen, daß diese sehr nahe an den natürlich vorkommenden Sommertemperaturen liegt. Nach Angaben von Heywood (1985) steigen die Temperaturen an der Oberfläche in der Bransfieldstraße, einem Gebiet bedeutender Krillvorkommen (Siegel 1986), während des Sommers auf bis zu +2 °C an. Krill hält sich vorwiegend in diesen oberflächennahen Schichten auf (Kils 1980).

Zieht man jedoch den Vergleich mit der Studie von Poleck und Denys (1982), so wird deutlich, daß in diesem Experiment selbst bei einer Temperatur von 4 °C mit einer Maximalrate von .068 mm/d nur etwa die Hälfte der Rate des eigenen Durchflußexperiments von .131 mm/d erreicht wird. Offensichtlich haben bei der Studie der genannten Autoren die negativen Auswirkungen der Hälterungssituation den positiven Temperatureffekt überwogen. Solche Wechselwirkungen sind sicherlich auch in den anderen Untersuchungen nicht auszuschließen.

Eine weitere Erklärungsmöglichkeit für die unterschiedlichen Wachstumsraten kann die Güte der verwendeten Futterorganismen sein. In der eigenen Arbeit wird entweder Wildplankton angeboten, das dem natürlichen Nahrungsspektrum des Krills entspricht, oder der Süßwasserplankter Chlorella. Chlorella scheint für den Krill einen ähnlich hohen Nährwert wie das Wildplankton zu besitzen, da die erzielten Wachstumsraten vergleichbar sind. Die runde Zellform von Chlorella, die vor allem keine langen Zellfortsätze wie das typische marine antarktische Phytoplankton besitzt, erleichtert wahrscheinlich die Nahrungsaufnahme für die Aquarientiere.

Aus der Vergleichstabelle geht hervor, daß, wenn gezüchtetes

Mikroplankton (z.B. Phaeodactylum tricornutum, Ikeda und Dixon 1982 und ff.) verfüttert wird, die Wachstumsraten niedrig sind. Anscheinend ist dieses weniger für die Krillernährung geeignet. Wildplankton, d.h. antarktisches Mischplankton, scheint als Futter erheblich günstiger zu sein (vergl. Tab. III.2).

Falls tatsächlich die Nahrungsgüte ausschlaggebend für die Höhe der experimentellen Wachstumsraten ist, unterstriche dieser Befund die starke Abhängigkeit des Wachstums von der Ernährung. Da sich E. superba offensichtlich auf die verschiedenen vorgegebenen Hälterungssituationen zwar sehr unterschiedlich, aber reproduzierbar einstellt, wäre dadurch ein weiteres Argument für die postulierte Plastizität des Krillwachstums gefunden.

Ikeda und Dixon 1982 formulieren auf Grund vorherrschender negativer Wachstumsraten in ihren Experimenten eine Hypothese, nach der die Körperschrumpfung des Krills im Aquarium als Überwinterungsstrategie im Freiland zu werten ist. Danach wird aus Mangel an Lipidreserven (Clarke 1977) Körperprotein während des nahrungsarmen Winters abgebaut und zur Aufrechterhaltung des Grundumsatzes verwendet. Daraus resultierte eine winterliche Netto-Größenabnahme des Krills. Diese Hypothese wird auch von Ettershank (1984) unterstützt.

Daß tatsächlich Größenabnahmen vorkommen, unterstreichen auch die eigenen Experimente. Hier handelt es sich m.E. jedoch im wesentlichen um ein Hälterungsartefakt, und zwar verursacht durch eine Kombination negativer Effekte, die aus unzureichender Ernährung und der für den pelagischen Organismus Krill grundsätzlich unnatürlichen Hälterungssituation entstehen. Hartnoll (1982) weist besonders darauf hin, daß unter Hälterungsbedingungen Crustaceen generell herabgesetzte Wachstumsraten zeigen.

Freilanduntersuchungen sprechen gegen die Funktion einer möglichen Längenregression als Überwinterungsstrategie: Die Populationsanalyse von Siegel (1986) zeigt, daß im Freiland zwar deutliche Wachstumsrückgänge, aber keine Längenabnahmen über die Wintermonate hinweg festzustellen sind.

M. norvegica als Vergleichsorganismus zeigt keine winterliche Größenreduktion, obwohl auch im borealen Kattegat der Bestand des

zur Nahrung dienenden Begleitplanktons während des Winters gänzlich zurückgeht (Boysen und Buchholz 1984, Buchholz 1985, Buchholz und Prado-Fiedler 1987).

Murano et al (1979), Poleck und Denys (1982), sowie Ikeda et al (1982 und folgende) schließen auf Grund des im Aquarium festgestellten geringen Wachstums auf eine "abnorm niedrige Wachstumsrate" (Ikeda et al., 1986) des antarktischen Krills auch während des antarktischen Sommers. Die hier festgestellten Wachstumsraten widersprechen dieser Aussage. Das im Aquarium gemessene Wachstum entspricht durchaus auch den im Freiland gewessenen hohen Wachstumsraten (vergl. Tab. II.4, S. 66).

#### Vergleich des Krillwachstums mit dem anderer Crustaceen

Im letzten Unterkapitel sollen Argumente für und gegen Ähnlichkeiten des Krillwachstums mit dem Wachstum anderer Crustaceen diskutiert werden. In diesem Zusammenhang stellt sich besonders die Frage, ob das Wachstum unter den polaren Temperaturbedingungen anders verläuft als unter gemäßigten oder gar tropischen Verhältnissen.

Kinne (1970) kommt in einem Übersichtsartikel zu dem Schluß, daß unter Kaltwasserbedingungen langsames Wachstum mit langer Lebensdauer und großer Körpergröße gekoppelt ist. Es soll geklärt werden, ob das Krillwachstum diesem Schema entspricht.

Hartnoll (1982) stellt fest, daß es problematisch ist, Wachstumsraten von Crustaceen miteinander zu vergleichen, da das Wachstum sehr vielfältig von verschiedensten internen Bedingungen, wie bereits erreichter Größe und Geschlecht, aber auch von externen Einflüssen, wie Ernährung und Temperatur abhängig ist. Diese Faktoren werden sowohl in Freilandanalysen als auch in Laborexperimenten nicht oder nur zum Teil berücksichtigt oder

unvollständig dokumentiert. Der Autor vergleicht das Häutungs-  
wachstum getrennt nach Zuwachsraten und Häutungsintervalldauer.  
Dabei greift er eine Vorgehensweise von Mauchline (1976 und 1977)  
auf, Regressionen der beiden jeweils logarithmierten Parameter gegen  
die Körpergröße aufzustellen. Dadurch kann wenigstens der Einfluß  
der Körpergröße auf das Wachstum eingegrenzt werden. In der  
vorliegenden Arbeit wird dieser Weg ebenfalls beschritten, und zwar  
wird in entsprechend berechnete Regressionsgleichungen die halbe  
maximale Körpergröße eingesetzt und der erhaltene Wert als Grundlage  
für den Vergleich der Wachstumsraten verwendet. Dieses Vorgehen ist  
sinnvoll, da die Tierlänge in den vorliegenden Experimenten 32 mm  
beträgt, also etwa die Hälfte der erreichbaren maximalen Körpergröße  
von ca. 60 mm (Siegel 1986). Allgemein erreichen die kleineren  
Krebse die Hälfte der Endgröße im ersten Jahr nach Abschluß der  
Metamorphosehäutungen. Das Wachstum ist zu diesem Zeitpunkt am  
schnellsten, und die Wachstumsraten verändern sich während dieser  
Phase am geringsten (Hartnoll 1982). Außerdem sind die meisten  
Tiere, wie etwa auch E. superba, noch nicht geschlechtsreif, so daß  
die Gonadenreifung sich nicht auf die Wachstumsprozesse auswirken  
kann (Hartnoll 1985). Auf diese Weise wird eine für den Vergleich  
notwendige Standardisierung der Werte erreicht. Die Tabelle III.3  
faßt die entsprechend berechneten Werte zusammen. Berücksichtigt  
werden muß, daß eindeutige Angaben der Häutungsparameter aus den zu  
Grunde liegenden Arbeiten nicht immer zu entnehmen waren, so daß  
Lücken in der Tabelle unvermeidbar sind. Zum Vergleich sind auch  
einige Häutungsraten in mm/d, die aus den Häutungsparametern bei  
halbmaximaler Größe, sofern möglich, berechnet wurden, mit  
aufgeführt.



Tabelle III.3 Laborwerte für den Häutungszuwachs in Prozent und die Häutungsintervalldauer (HID) bei halbmaximaler Tiergröße, berechnet nach Mauchline (1977) aus der Formel  $\log y = bx + a$  (y: Tiergröße, x: Zuwachs %, bzw. HID)

| Art                           | Zuwachs [%] | HID [d]   | [mm/d] |
|-------------------------------|-------------|-----------|--------|
| Euphausia pacifica (a)        | 9.5         | 10.2      | .044   |
| Meganyctiphanes norvegica (b) | 5.1         | 12.8      | .110   |
| Euphausia superba (c)         | 4.3         | 15.7      | .082   |
| Serolis polita (d)            | 25.6        | 131       | .015   |
| Crangon crangon (e)           | 15.5-15.6   | 13.9-15.2 | .320   |
| Palaemon serratus (e)         | 12.2-32.6   | 15.4-33.7 | .182   |
| Rithropanopeus harrisii (f)   | 15.0        | 26.0      |        |
| Carcinus maenas (g)           | 27.0        | 29.5      | .275   |
| Pachygrapsus crassipes (f)    | 11.4        |           |        |
| Callinectes sapidus (f)       | 23.0        |           |        |
| Cancer magister (e)           | 24.2-27.6   |           |        |
| Cancer pagurus (e)            | 19.1-49.4   |           |        |
| Panulirus interruptus (e)     | 3.6- 6.5    |           |        |
| Panulirus homarus (e)         | 7.0- 7.4    | 41.8-46.3 |        |
| Panulirus argus (e)           | 8.1         | 48.4      |        |
| Jasus lalandei (e)            | 6.6         | 123.5     |        |
| Homarus americanus (e)        | 15.7-25.2   | 92.1      |        |
| Homarus vulgaris(e)           | 14.8-19.8   |           |        |

Vergleicht man den antarktischen Krill mit den beiden verwandten Euphausiiden aus gemäßigten Breiten, so fällt auf, daß die Werte aus den angegebenen Laboruntersuchungen keine erheblichen Unterschiede aufweisen: der Zuwachs liegt unter 10% und das Häutungsintervall unter 20 Tagen. Zieht man die Mittelwerte der anders berechneten Daten aus Tab. III.2 hinzu, so wird deutlich, daß gegenüber den beiden Euphausiiden aus gemäßigten Breiten das Wachstum des adoleszenten antarktischen Krills noch erheblich schneller verlaufen kann ( bis .131 mm/d). Die Wachstumsrate des antarktischen Krills ist also durchaus nicht die niedrigste, wie man für das polare Tier annehmen könnte.

Der benthische Isopode S. polita aus der Antarktis (Luxmore 1982) zeigt demgegenüber zwar einen höheren Zuwachs, die lange Häutungsintervalldauer und die daraus resultierende niedrige Wachstumsrate entsprechen aber eher einem polar angepassten Tier.

Die von der Körperform dem Krill ähnlichen cariden Garnelen C. crangon und P. serratus aus gemäßigten Breiten weisen vergleichbare Häutungsintervalle, aber höhere Zuwächse auf. Die aus diesen Größen errechnete Wachstumsrate ist entsprechend höher.

Die Häutungszuwächse der Gruppe der brachyuren Krebse sowie der Hummer als Vertreter der Astacura liegen im Bereich der Garnelen oder sind höher. Sie nähern sich einem Faustwert von 26% Zuwachs an, der von Hartnoll (1982) als charakteristisch für eine Vielzahl von Crustaceen angegeben wird. Die Wachstumsrate von C. maenas ist der der Garnelen ähnlich und liegt mit diesen zusammen wesentlich höher als bei den Euphausiiden.

Die größeren brachyuren Krebse, angefangen von P. crassipes bis zu den anschließend aufgelisteten Reptantia, haben Häutungsintervalle von deutlich über 30 Tagen (s. Tab. III.3 und Hartnoll 1982; Mauchline 1977).

Auffällig ist, daß die Zuwächse der tropischen Langusten durchweg sehr niedrig liegen, vergleichbar nur mit den Euphausiiden. Daß dieses keine Funktion der langgestreckten Körperform ist, beweisen die Zuwächse der Garnelen und der Hummer, die eine Größenordnung höher liegen. Eine andere Ursache ist nicht erkennbar.

Zusammenfassend kann festgestellt werden, daß die Häutungsintervalldauer mit der Größe der Tiere zunimmt. Nach Hartnoll (1982) soll dieser Zusammenhang als allgemeingültige Regel angesehen werden. Ein solcher Zusammenhang kann jedoch nicht für den Häutungszuwachs hergestellt werden.

Die Zuwächse der Euphausiiden liegen im Vergleich eine Größenordnung niedriger als bei den übrigen Crustaceen, mit Ausnahme der Langusten. Vor allem gegenüber den Garnelen und einer brachyuren Krabbe ist das Häutungswachstum der Euphausiiden gering.

Die Werte der Häutungsparameter und die Wachstumsrate des antarktischen Krills sind im direkten Vergleich der Euphausiiden untereinander nicht niedriger, so daß die eingangs erwähnte, von Kinne (1970) geforderte geringe Wachstumsrate unter polaren Temperaturbedingungen nicht auf E. superba zutrifft.

Antarktische Crustaceen sollen noch etwas eingehender betrachtet werden: Luxmore (1982) vergleicht das Wachstum zweier benthischer Isopoden aus eigenen Studien in der Antarktis mit Untersuchungen an Tieren aus den wärmeren Regionen. Er konnte eindeutig zeigen, daß die Wachstumskurven der polaren Isopoden wesentlich flacher verlaufen. Entsprechende Kurven zweier antarktischer dekapoder Garnelen (Clarke und Lakhani 1979; Clarke 1980) und eines Amphipoden lassen sich mit den Kurven der antarktischen Isopoden zur Deckung bringen. In der Tabelle III.3 ist die Wachstumsrate von .015 mm/d von Serolis polita von allen die niedrigste. Damit entsprechen die von Luxmore verglichenen Crustaceen in der niedrigen Wachstumsrate, aber auch in Bezug auf die lange Lebensdauer und große Körpergröße (Luxmore 1982) dem polaren Erscheinungsbild nach Kinne (1970).

Kehrt man wieder zu den Wachstumsdaten von Euphausia superba zurück, so läßt sich feststellen, daß der antarktische Krill zwei der polar geprägten Eigenschaften ebenfalls aufweist. Neueste Untersuchungen zeigen, daß seine Lebensdauer mehr als fünf Jahre betragen könnte (Siegel 1986, Rosenberg et al. 1986) und damit gemessen an anderen Euphausiiden mit maximal 2.5 Jahren (M. norvegica, Boysen und Buchholz 1984; andere Euph., Mauchline und Fisher 1980) die längste ist. Mit einer Endgröße von ca. 60 mm (Morris et al. 1987) wird E. superba mindestens doppelt so groß wie alle anderen Euphausiiden, mit Ausnahme von M. norvegica, die ca. 40 mm erreicht (Boysen und Buchholz 1984). Die eigenen Freiland- und Aquarienversuche und der obige Vergleich haben jedoch gezeigt, daß die sommerliche Wachstumsrate insgesamt sehr hoch liegt und damit keineswegs typischen polaren Raten, wie am Beispiel der Seroliden dargelegt, entspricht.

Die Ursache für das im Lebensraum der Antarktis unerwartet schnelle Sommerwachstum kann in der pelagischen Lebensweise des Krills begründet sein. Wie oben bereits erläutert, ist das antarktische Phytoplankton extrem ungleich verteilt. Die Krillswärme sind also gezwungen, lange Strecken zurückzulegen, um Gebiete hoher Planktonproduktion aufzuspiüren. Dieser Notwendigkeit kommt die von Kils (1979) festgestellte hohe Schwimmgeschwindigkeit des Krills entgegen. Diese ist aber eine direkte Funktion der Körpergröße. Daher ist es physiologisch sinnvoll, schnell zu wachsen. Die eigenen Untersuchungen haben gezeigt, daß Krill, wenn er gute Nahrungsverhältnisse antrifft, diese sofort durch höhere Häutungsfrequenz und vermehrten Zuwachs in Wachstum umsetzen kann. Hohe Schwimmgeschwindigkeit und flexibles Wachstum passen also zusammen. Wahrscheinlich ist in diesem physiologischen Erscheinungsbild ein wesentlicher Selektionsvorteil des antarktischen Krills begründet, der ihn zu einer der erfolgreichsten marinen Arten überhaupt werden ließ.

Will man Krill in Selektionsschemata einordnen, so stößt man auf Schwierigkeiten, da schnelles Wachstum und lange Lebensdauer sich in der Einteilung in K- oder r-Strategen (Pianka 1970) widersprechen. Krill scheint hier eine Mittelstellung einzunehmen.

Die sommerliche Schnelligkeit und allgemein hohe Flexibilität des Wachstums muß auch Konsequenzen für den Energiestoffwechsel der Tiere haben. Entsprechende Fragen zur Biochemie der Tiere sollen im vierten Teil der Arbeit geklärt werden.

## Zusammenfassung

### Wachstum des antarktischen Krills im Aquarium

- 1.) Erstmals konnten Hälterungssysteme eingesetzt werden, die es gestatteten, positives Wachstum in einer großen Anzahl von Tieren unter kontrollierten Bedingungen zu messen. Die erste Häutung unter Laborbedingungen zeigt den größten Zuwachs.
- 2.) Die erzielten hohen Wachstumsraten stimmen mit den Werten der eigenen und anderer Freilanduntersuchungen gut überein. Berichte in der Literatur über "abnorm" geringes und überwiegend negatives Wachstum können auf Hälterungsartefakte zurückgeführt werden. Allerdings sind auch die eigenen Versuchsbedingungen für das im Freiland pelagisch lebende Tier nicht optimal.
- 3.) Häutungssynchronie konnte auch im Aquarium beobachtet werden.
- 4.) Die Häutungsfrequenz des antarktischen Krills ist stark temperaturabhängig.
- 5.) Die Wachstumsraten der Euphausiiden aus verschiedenen Klimazonen liegen im Vergleich ähnlich. Das Wachstum des antarktischen Krills entspricht nicht den für ein polares Tier erwarteten niedrigen Raten.
- 6.) Krill reagiert auf experimentelle Veränderungen der Ernährungslage sehr empfindlich, und zwar in doppelter Hinsicht, nämlich sowohl durch Veränderung der Häutungsfrequenz (14-29 Tage) als auch des Größenzuwachses (-15 - +21%).
- 7.) Auf das Freiland übertragen, kann der Krill auf diese Weise sein Wachstum auf örtlich und saisonal wechselnde Nahrungsverhältnisse flexibel einstellen.
- 8.) Die ausgeprägt fleckenhafte Verteilung und starke Saisonalität der Abundanz des Phytoplanktons in der Antarktis ist Ursache für die Plastizität des Krillwachstums.
- 9.) Krill wächst schnell und wird für einen Planktonorganismus sehr groß. Seine Größe ermöglicht schnelles Schwimmen und erleichtert dadurch das Auffinden reicher Phytoplanktonflecken: günstige Nahrungsverhältnisse können sofort in Wachstum umgesetzt werden. Größe, hohe Schwimmgeschwindigkeit und flexibles Wachstum bedingen sich also gegenseitig.

## Teil IV

# Biochemische und physiologische Abläufe im Häutungszyklus

### PROBLEMSTELLUNG

Bisher gibt es eine Reihe von Stoffbestandsuntersuchungen in japanischen, polnischen, norwegischen und deutschen Arbeiten. Diese behandeln jedoch hauptsächlich verarbeitungstechnische Gesichtspunkte und betreffen daher fast ausschließlich Analysen von maschinell verarbeitetem Krill sowie von Farcen, Kochkrill oder abgetrennten Schalen. Eine sehr gute Zusammenfassung einschließlich einer Fülle eigener Daten gibt Ellingsen (1982). Rückschlüsse auf physiologische Vorgänge sind aus diesen Arbeiten daher nur eingeschränkt möglich.

Die Lipide des antarktischen Krill sind im Hinblick auf energetische Fragen und jahreszeitliche Stoffspeicherung von Clarke (1977, 1980, 1984) ausführlich, auch im Zusammenhang mit einer "proximate analysis" anderer Stoffklassen, hauptsächlich an Ganztieren, untersucht worden. Buchholz und Prado-Fiedler (1987, weitere Literatur s. dort) verglichen diese Daten mit biochemischen Befunden am nordischen Krill.

Die Organverteilung der Stoffklassen ist bisher kaum untersucht worden. Der Häutungszustand ist noch nie berücksichtigt worden. Diese Lücke versucht Teil IV der vorliegenden Arbeit so weit wie möglich zu schließen.

Sowohl die Schwarmanalysen als auch die Hälterungsversuche zeigten, daß das Krillwachstum sehr flexibel ist. Bisher geht man davon aus, daß das Wachstum im wesentlichen an die kurzen, planktonreichen Sommermonate gebunden ist. In dieser Zeit muß der Krill möglichst viel Energie zugunsten des Längen- und Gewichtszuwachses umsetzen. Ziel der Untersuchungen ist es daher, herauszufinden, ob und wie sich dieses auf die Biochemie der Tiere auswirkt.

Stoffbestandsanalysen allein ergeben allerdings nur ein statisches Bild. Als dynamische Komponente bietet der Häutungszyklus ein ideales Bezugssystem: einerseits sind längerfristige kata- und anabolische Prozesse unterscheidbar, die Aufschlüsse über Raten des "internen" Wachstums zulassen. Andererseits ist die relativ kurze Zeitspanne unmittelbar vor und nach der Ecdysis eine Phase hohen Energieverbrauchs: Allgemein und aus vergleichender Sicht ist interessant, wie und in welchem Ausmaß sich der Stoffumsatz im Zeitraum der eigentlichen Häutung verändert. Wenn das entsprechende Tiermaterial ausreichte, wurde darüber hinaus versucht, die häutungsgekoppelten Veränderungen mit jahreszeitlich bedingten Unterschieden zu korrelieren.

Die Untersuchungen sind folgendermaßen gegliedert: Zunächst wird das Gewebewachstum als Veränderung des Trockengewichtes charakterisiert und in Beziehung zu Raten der Nahrungsaufnahme im Häutungszyklus gesetzt.

Die stofflichen Veränderungen in der Hämolymphe können als genaues Spiegelbild der Vorgänge im Gesamtorganismus angesehen werden: Vor allem schnelle Umsätze können so gut erfaßt werden. Der Stoffbestand an Protein, Glucose/Glycogen und Lipid in der Mitteldarmdrüse und der Abdominalmuskulatur wird anschließend untersucht. Das Lipid- und Fettsäurespektrum wurde im Rahmen des DFG-Projektes in der Dissertation von Frau Bachler (1984) noch weitgehender analysiert.

Vor allem durch Untersuchungen von Kils (1979) wissen wir, daß Krill ein Krebs mit einem unvermutet hohen Energiebedarf ist. Die beschriebenen Analysen umfassen Parameter, die Aussagen über die Intensität des Stoffwechsels zulassen. Hierzu sollen Untersuchungen des Adenosinnukleotidumsatzes und der Energiesättigung im Häutungszyklus kommen. Die Ergebnisse sollen zeigen, ob und in welcher Weise der Energiehaushalt durch die Häutungsvorgänge beeinflusst wird.

Die Aktivitäten der chitinolytischen Enzyme und der Proteasen in der Kutikula sollen sodann in Abhängigkeit vom Häutungszyklus und von der Jahreszeit beschrieben werden: Erhöhte Aktivitäten lassen Rückschlüsse auf Phasen vermehrten Stoffluxes zwischen Kutikula und Körperinnerem zu. Zudem soll geklärt werden, inwieweit das

Häutungshormon Ecdyson diese Enzyme steuert. Darüberhinaus soll überprüft werden, ob die chitinabbauenden Enzyme auch im Verdauungstrakt vorkommen.

Untersuchungen der Kutikelmenssetzung liegt ein besonderes Interesse zugrunde: Zum einen enthält das Krillintegument große Mengen des hochtoxischen Fluorids (Adelung et al. 1987). Ob das Integument in seiner Grundzusammensetzung weitergehende Besonderheiten aufweist, ist bisher nicht geklärt. Zudem ist die Kutikelbeschaffenheit eines rein pelagischen Organismus bisher noch nie eingehend untersucht worden.

Zum anderen war es Ziel der Bestimmungen, zu klären, welches und wieviel Material in die Kutikula eingelagert und im Verlauf des Häutungszyklus wieder zurückgewonnen wird und wieviel mit der abgestreiften Schale, der Exuvie, verloren geht. Bei der festgestellten hohen sommerlichen Häutungsrate ist eine solche Bilanz von großer Bedeutung, um den energetischen Umsatz im Häutungszyklus abschätzen zu können. Die biochemischen Untersuchungen werden dabei durch histologische ergänzt.

Der systematisch, jahreszeitlich und geographisch vergleichende Aspekt wird auch im letzten Teil der Arbeit stets berücksichtigt.



## MATERIAL UND METHODEN

### Tiermaterial

#### Admiralty-Bay

Das Rückgrat der biochemischen Untersuchungen bildet das Tiermaterial, das während des Aufenthaltes auf der polnischen Antarktisstation "H. Arctowski" vom 3.1. - 9.3. 1982 gewonnen wurde. Der Krill wurde in der Admiralty-Bay so schonend wie möglich, d.h. vor allem in kurzen Hols und oberflächennah gefangen (s. ausführl. Teil III, Mat. und Meth.). Die Tiere wurden nach dem Fang kurzfristig, aber nicht länger als 24h in fließendem Seewasser gehältert. Während dieser Zeit wurden laufend Tiere entnommen, Geschlecht und Häutungsstadium bestimmt und sodann Hämolymphe entnommen und/oder die Organe präpariert, bzw. für die Histologie fixiert. Der untersuchte Stoffbestand spiegelt also die Freilandsituation wider. Bei den einzelnen Untersuchungen wurden jeweils Tiere eines Fanges verwertet, um zu gewährleisten, daß der physiologische Zustand, d.h. insbesondere der Ernährungszustand, des Krills vergleichbar war. Auf Grund der Fangbedingungen kann festgestellt werden, daß so jeweils Tiere eines bestimmten Schwarmes gemeinsam untersucht wurden. Verwendet wurden Tiere beiderlei Geschlechts bis zu einer Körperlänge von 43 mm, also noch geschlechtsunreifer, sog. adoleszenter Krill. Abweichungen von den hier beschriebenen Verfahrensweisen sind im Text jeweils vermerkt.

#### Westlich Elephant-Island, R.V. "J. Biscoe"

Zur Untersuchung häutungsgekoppelter, physiologischer Vorgänge wurden auch Daten der Schwarmstudie ausgewertet. Fangmethodik und Behandlung der Tiere wurden ausführlich in Teil II unter "Material und Methoden" beschrieben.

In der Schwarmanalyse wurde der gesamte Datensatz, erhoben an ca. 2800 Einzeltieren, dazu verwendet, eine morphometrische Analyse durchzuführen (Morris et al., im Druck). Unter anderem wurden

multiple Regressionen dazu verwendet, Längen/Gewichtsbeziehungen als Funktion des Geschlechterverhältnisses und der Reifestadien darzustellen. Hierbei zeigte es sich, daß es statistisch nicht sinnvoll ist, diese Beziehungen nach einer großen Zahl von Stadien aufzuschlüsseln. Die aussagekräftigste Einteilung lautet daher folgendermaßen (n=Zahl der analysierten Tiere):

- a) Adulte Männchen            n=1248
- b) Gravide Weibchen        n= 424
- c) "Andere".                n=1130

Die Klassifizierung "Andere" umfaßt hauptsächlich adoleszente Männchen und Weibchen. Juvenile Tiere wurden im Untersuchungsgebiet nicht angetroffen.

Die biochemischen Analysen des Tiermaterials aus der Admiralty-Bay wurden ausschließlich an adolescentem Krill durchgeführt. Ein direkter Vergleich der Ergebnisse in dieser Tierklasse wird dadurch sehr erleichtert.

Nördlich und westlich Elephant-Island, F.S. "Polarstern"

Das Tiermaterial für die Untersuchungen des Trocken- und Naßgewichts, des Asche- und Kalziumanteils sowie der Nukleotidbestimmungen stammt aus der angegebenen Region (s. Karte, Abb. II.1, S. 43) und wurde mit dem RMT-8+1 (Beschreibung in Piatkowski 1987) gefangen. Auch hier wurde so schonend wie möglich gefangen und Tiere eines Hols gemeinsam aufgearbeitet (s. Krill aus der Admiralty-Bay).

Für die Nukleotidbestimmungen wurde ein abweichendes Verarbeitungsschema angewandt (s. ausführliche Beschreibung u.).

## Wintermaterial

Das während des antarktischen Winters in der Admiralty-Bay und um Südgeorgien gewonnene Tiermaterial ist identisch mit dem in Teil II beschriebenen.

## Biochemische Bestimmungsmethoden

### Bestimmung von Glucose und Glycogen

Im angewandten Test (nach Bergmeyer 1970) werden die 1,4-1,6-Bindungen im Glycogen durch die Amylo-1,4-1,6-Transglucosidase enzymatisch gespalten und die entstandene Glucose gemessen. Vor diesem Schritt muß der Gehalt an endogener Glucose bestimmt werden.

Glucose und Glycogen wurden im Hepatopankreas, Muskulatur, präpariertem Integument und dem "Rest" jeweils eines individuellen Tieres bestimmt. Außerdem wurden die Gehalte in der Hämolymphe gemessen.

Präparation: Der Hepatopankreas kann noch tiefgefroren aus dem Tier leicht entfernt werden. Die Muskulatur wird aus dem Abdomen in halbgefrorenem Zustand nach der "Quetschmethode" (s.u. Präp. zur Enzymbest.) gewonnen, die Pleonkutikula ebenso. Der "Rest" des Tieres wurde ebenfalls bestimmt. Nach der Organentnahme wird das Material sofort gewogen und je nach Organ mit 0.5-2 ml kochendem Wasser übergossen und mit einer Mini-Ultraschallsonde (Branson) mit 50 W, im Falle des Hepatopankreas und des Muskels, bzw. Mini-Ultraturrax (Janke und Kunkel) bei Pleonkutikula und Rest homogenisiert. Danach wird im Wasserbad 5 Min. weitergekocht und anschließend zentrifugiert (5 Min, 12000 UpM). Im Falle der Hämolymphe wurden ca. 50 µl tiefgefrorene Körperflüssigkeit (Gewinnung s. Teil I, Mat. u. Meth.) ohne zu homogenisieren mit 500 µl Aqua dest. gekocht.

Messung: Es wird jeweils eine "Probe" zur Glycogenbestimmung und ein "Leerwert" zur Messung der endogenen Glucose angesetzt (jeweils Doppelbestimmungen).

**Inkubation:**

in Eppendorffgefäß

|                            | Probe: | Leerwert: |
|----------------------------|--------|-----------|
| Homogenatüberstand         | 200 µl | 200 µl    |
| Na-Acetat (0.1M<br>pH 4.8) | 100 µl | 100 µl    |
| Aqua dest.                 | -      | 20 µl     |
| Amylo-1,4-1,6-Gluc.        | 20 µl  | -         |

2h bei 37 °C unter Rühren (Minirührfisch) inkubieren

**Meßansatz:**

in Einmalküvetten

|                    | Probe:  | Leerwert: |
|--------------------|---------|-----------|
| Puffer             | 1590 µl | 1590 µl   |
| Inkubationsgemisch | 300 µl  | 300 µl    |
| ATP                | 50 µl   | 50 µl     |
| NADP               | 50 µl   | 50 µl     |

mischen, Extinktion 1 messen bei 338 nm bei 25 °C

|          |       |       |
|----------|-------|-------|
| G6PDH/HK | 10 µl | 10 µl |
|----------|-------|-------|

Nach Stillstand der Extinktionszunahme (ca. 10-15 min.)

Extinktion 2 messen bei 25 °C

Die Standardisierung erfolgte anhand einer Eichkurve mit Glycogen bzw. Glucose. Für den Messansatz wurde ein Bestimmungssatz für Glucose der Firma Böhringer (Nr. 124338) verwendet. Das Enzym stammte ebenfalls von dieser Firma.

### Proteinbestimmung

Die Extrakte zur Glykogenbestimmung wurden nochmals aufgetaut und nach Mischen zentrifugiert (10 min, 5000 UpM). Vom Überstand wurden  $2 \times 10 \mu\text{l}$  abgenommen und der Proteingehalt nach Bradford (1976) bestimmt.

Der Niederschlag wurde in 5% TCA aufgenommen und unter Schütteln 30 min nachgefällt, dann abzentrifugiert (5 min, 5000 pM) und der Überstand verworfen. Der Niederschlag wurde für Hepatopankreas (Muskel 2ml) in  $400 \mu\text{l}$  2%  $\text{Na}_2\text{CO}_3$  in 0.1 N NaOH für 24 Stunden bei Zimmertemperatur gelöst.  $2 \times 10 \mu\text{l}$  der Lösung wurden nach Bradford bestimmt.

Die getrennt erhaltenen Werte wurden addiert.

Da die Bestimmung nach Bradford, systematisch bedingt, relativ niedrig ausfällt, wurde ein Methodenvergleich durchgeführt. Hepatopankreas- und Muskel-Material wurde parallel nach Bradford und nach Lowry bestimmt. Der Faktor, mit dem die Bradford-Werte multipliziert werden müssen, um Lowry-Werte zu erhalten, betrug bei HEP  $2.0 \pm 0.9$ ,  $n=15$ , bei Muskel  $1.7 \pm 0.4$ ,  $n=15$ .

Die Proteinwerte sind auf das Frischgewicht bezogen. Um auch auf die Bezugsgröße Trockengewicht umrechnen zu können, wurde Muskel- und Hepatopankreasmaterial vor und nach 24-stündiger Gefriertrocknung gewogen. Daraus ergab sich ein Umrechnungsfaktor von  $4.29 \pm .31$  für 31 Bestimmungen von Muskel- und von  $2.79 \pm .16$  für 10 Bestimmungen von Hepatopankreasmaterial.

### Lipidbestimmung

Der Lipidgehalt in den untersuchten Organen wurde mit der Sulphosphovanillin-Reaktion nach Zöllner und Kirsch (1962 mod. Spindler-Barth 1976) bestimmt. Gegenüber der ursprünglichen Methodik konnte die Messempfindlichkeit durch Verminderung des Probenvolumens und durch Veränderung der Reagenzienverhältnisse im Ansatz um das ca. 5-fache gesteigert werden. Die Methode ist für Crustaceen-Material gut geeignet, Störungen durch unspezifische Reaktionen sind

gering (Spindler-Barth 1976). Die Extinktion wurde bei 530 nm gemessen, und Cholesterol diente als Standard.

#### Kalziumbestimmung

Kalzium wurde an veraschten (24h, 550 °C) Ganztieren gemessen. Der Ausschluß erfolgte in HNO<sub>3</sub>konz./HClO<sub>4</sub>konz. 1:1 bei 160 °C für 24h in durch Teflonstopfen abgedeckten Quarzgläsern. Gemessen wurde anhand der Standardadditionsmethode in einem Perkin-Elmer Atomabsorptionsspektrophotometer (Typ Zeemann 3030) nach Gerätevorschrift.

#### Nukleotidbestimmung

Für eine einwandfreie Bestimmung der Adenosinnukleotide ist die Art der Probennahme bereits entscheidend (Buchholz in Vorber.). Tiere, die unter direktem Fangstress stehen oder sich während der Probennahme unnatürlich stark bewegen, zeigen eine stark herabgesetzte Energiesättigung (vergl. Saether und Mohr 1987a).

Aus diesen Gründen wurde Krill zur Bestimmung der häutungsgekoppelten Nukleotidveränderungen nach dem Fang bis zur Probennahme 48h an Bord gehältert. Das ruhig schwimmende Tier wurde sodann mit einer starken Pinzette median dorsal ergriffen - dieses verursacht einen Starrereflex im Tier, so daß das sonst heftige Schwanzschlagen vermieden wird. Es wurde schnell abgetupft und sofort in einen Behälter mit flüssigem Frigen getaucht, der seinerseits durch flüssigen Stickstoff gekühlt wurde (ca. -180 °C). Nach ca. 20 Sek. wurde das Tier in Plastikfolie eingeschweißt und bis zur Extraktion bei -80 °C aufbewahrt.

Extraktion: Das tiefgefrorene Tier wurde in Cephalothorax und Abdomen getrennt. Die Teile wurden schnell einzeln gewogen und in einem Mörser, mit flüssigem Stickstoff vermischt, pulverisiert. Das noch tiefgefrorene Material wurde in 1 ml 3M TCA gebracht und mit dem Ultraturrax (s.o.) für 30 Sek. unter Eiskühlung homogenisiert. Der

Überstand wurde dekantiert und nochmals mit 0.5 ml TCA nachextrahiert. Die Extraktionsausbeute betrug  $90.7 \pm 1.0\%$ ;  $n=3$ . Die Extrakte konnten ohne weitere Reinigung auf die Säule gegeben werden - allerdings wurde nach jedem 5. Lauf die Vorsäulenfüllung (s.u.) erneuert. Die Stabilität der Extrakte erwies sich bei +4 bis -20 °C als ausgezeichnet.

Geräte: Die Nukleotide wurden mit Hilfe der Hochdruckflüssigkeitschromatographie in Umkehrphase (reversed phase) bestimmt. Der Lösungsmittelgradient wurde durch einen programmierbaren Niederdruck-Gradientenmischer (Firma Gynkotek M250 B) erzeugt. Ein Injektor (UK 6) mit einer Pumpe (6000A) der Firma Waters wurde verwendet. Zur Messung diente ein UV-Detektor (254nm, Firma LDC/Milton Roy, UV III) und ein programmierbarer Integrator HP 3390. Die Säule war mit ODS Hypersil auf C18 (5  $\mu\text{m}$ ) beschichtet, und besaß die Abmessungen 4 x 250 mm. Vor die Säule war eine leicht abnehmbare, 2 cm lange Vorsäule mit C18-Material (20-30  $\mu\text{m}$ ) geschaltet.

Chromatographieprogramm: Als Laufmittel diente 0.2M  $\text{NaH}_2\text{PO}_4$ -Puffer in Aqua bidest. ohne (Puffer A) oder mit 15% Methanol (Puffer B), jeweils versetzt mit Tetrabutylammoniumhydroxyd (TBA) zu 0.005M als hydrophober Ionenpaartauscher auf pH 5.5. Entgast wurde durch Vakuum mit gleichzeitiger Ultraschallbehandlung. Der Gradientenverlauf war folgendermaßen programmiert: 10 min Puffer A, 12 min Puffer A nach Puffer B, 5 min Puffer B, 10 min Puffer A. Das Injektionsvolumen betrug 10-50  $\mu\text{l}$ . Fließgeschwindigkeit war 1 ml/min bei einem Druck von 100 bar. Die Läufe wurden bei Zimmertemperatur, ca. 24 °C, durchgeführt.

Standardisierung: Für die qualitative und quantitative Standardisierung wurden Standards aller Komponenten (SIGMA) verwendet. Die Adenosinnukleotide wurden in ausführlichen Konversionsexperimenten ineinander überführt und dadurch weitergehend charakterisiert (Buchholz in Vorber.).

## Enzymatische Methoden

### Bestimmung der Chitinase

Die Chitinase wird in zwei Schritten nach Boden (1982) und Boden et al. (1985) bestimmt. Anschließend an eine Inkubation mit kolloidalem Chitin werden die abgespaltenen Oligosaccharide, nach Entfernen des im Überschuß zugegebenen Chitins, durch  $\beta$ -Glucosidase zu N-Acetyl-Glucosamin (NAG) gespalten. Das NAG wird sodann anhand einer Farbreaktion gemessen (nach Morgan und Elson, mod. Boden 1982).

Chitinase und N-Acetylglucosaminidase wurden in Rohhomogenaten bestimmt. Die Methodik wurde in Spindler und Buchholz (1987) eingehend beschrieben. Dort können die Enzymcharakteristika wie pH- und Temperaturoptimum,  $K_m$ -Werte sowie Molekulargewicht und Reindarstellung der auftretenden Isoenzyme entnommen werden als methodische Voraussetzung für die hier beschriebenen Bestimmungen.

Große Sorgfalt muß darauf verwendet werden, einheitliches Chitinsubstrat zu erhalten, da die gemessene Enzymaktivität stark vom Verteilungszustand des Substrats in der Inkubationslösung abhängt. Vorgereinigtes, käufliches Chitin wurde daher noch dreimal nachgewaschen (Boden et al. 1985)

### Versuchsablauf:

Kutikulapräparation: Das auf  $-80\text{ }^{\circ}\text{C}$  gefrorene Tier wurde aufgetaut und das Abdomen und das Telson abgetrennt. Die ventralen Sklerite wurden von den dorsalen durch zwei Längsschnitte getrennt. Mit Hilfe einer Metallrolle wurde das Abdomen auf einer Gummimatte seitlich überrollt, so daß das Muskelgewebe ausgequetscht wurde. Die Innenseiten der noch zusammenhängenden dorsalen Sklerite wurden mit Aqua dest abgetupft. Nur die einschichtige Epidermis befand sich noch an der Kutikula, kenntlich an den rötlichen Chromatophoren und durch histologische Kontrolle nachgewiesen. So ergab sich ein



sauberes Präparat des Abdominalinteguments, wie ständige Kontrollen durch ein 30x vergrößerndes Binokular zeigten. Die sehr dünnen ventralen Sklerite wurden verworfen.

Organpräparation: Hierzu wurde der noch gefrorene Cephalothorax aufpräpariert. Nach Abheben des Carapax konnten Hepatopankreas und Magen sauber entfernt werden.

Extraktion der Kutikeln: Das Integument wurde mit einer Schere zerkleinert und das Gewicht festgestellt. 200 µl eiskalter Citrat-Phosphatpuffer (pH 5.5) wurden hinzugegeben und 3x 5 sec. mit einem Mini-Ultraturrax (Janke und Kunkel) in Eis homogenisiert und mit 100 µl Puffer nachgespült. Das mit Parafilm verschlossene Röhrchen wurde 20 min. bei 4 °C und 6000 UpM zentrifugiert und der Überstand abgenommen und eingefroren. Vor Beginn der Bestimmung wurden die wieder aufgetauten Proben nochmals 5 min mit 10.000 g nachzentrifugiert. Vom ÜS wurden Aliqots von 10 und 20 µl eingesetzt und mit Puffer auf 100 µl gebracht. Nachextraktionen erbrachten eine Restaktivität von lediglich ca 10%.

Extraktion der Organe: Magen und Hepatopankreas wurden gewogen und 5 sec. mit einer Mini-Ultraschallsonde (Branson) mit 50 W in 150 µl eisgekühltem CPP in Eis aufgeschlossen. Das Homogenat wurde 20 min bei 10.000 g zentrifugiert und der Niederschlag verworfen. Vom Überstand wurden Aliqots von 5 bis 20 µl eingesetzt und mit Puffer auf 100 µl gebracht. Nachextraktionen erbrachten eine Restaktivität von lediglich ca. 5%.



Inkubation            25 min., 20 °C (Wasserbad)

Messen der Extinktion bei 585 nm innerhalb von 30 min.

Die Bestimmung ist zeitlich sehr aufwendig und erfordert exakte Gleichbehandlung der Proben.

### Bestimmung der $\beta$ -N-Acetyl-Glucosaminidase

Die Enzymcharakteristika sind in Spindler und Buchholz (1987) zu entnehmen.

#### Präparation und Extraktion: s.o. (Chitinase)

|            |                                                                                      |
|------------|--------------------------------------------------------------------------------------|
| Testansatz | 5 -30 $\mu$ l Probe (ad 50 $\mu$ l CPP s.o.)<br>100 $\mu$ l CPP (Doppelbestimmungen) |
| Start      | 50 $\mu$ l para-Nitrophenol-N-Acetyl- $\beta$ -D-Glucosamin<br>0.3% in CPP           |
| Inkubation | 35 °C (Wasserbad), 30 bzw 45 min.                                                    |
| Stopp      | 2.5 ml NaOH (0.01 mol)                                                               |
| Kontrolle  | 50 $\mu$ l CPP (ohne Probe)<br>100 $\mu$ l CPP                                       |

Das freigesetzte para-Nitrophenol wurde anschließend bei 410 nm gemessen. Zur Bestimmung des Substratumsatzes wurde eine Eichkurve von 0.5 - 10  $\mu$ g/ml para-Nitrophenol erstellt.

### **Bestimmung der Protease**

Bei der Protease handelt es sich um die Gesamtheit der Enzyme, die unter den vorgegebenen pH-Bedingungen, die hydrolytische Spaltung von Peptidbindungen katalysieren. Als Substrat wurde Azocasein eingesetzt, ein künstlich hergestelltes chromophores Protein.

**Präparation und Extraktion: s.o. (Chitinase)**

|                |                                                                                   |
|----------------|-----------------------------------------------------------------------------------|
| Testansatz     | 200 $\mu$ l Puffer, Tris pH 9.0<br>20 $\mu$ l Probe                               |
| Start          | 50 $\mu$ l Azocaseinlösung, 1% in Tris                                            |
| Inkubation     | 35 °C (Wasserbad), 10 bis 60 min.                                                 |
| Stopp          | 500 $\mu$ l TCA, 8%                                                               |
| Zentrifugation | 5 min., 10000 g                                                                   |
| Kontrolle      | 500 $\mu$ l TCA<br>50 $\mu$ l Azocasein<br>20 $\mu$ l Probe<br>200 $\mu$ l Puffer |

**Messung der Extinktion gegen TCA bei 366 nm**

Eine Enzymeinheit wird als Menge an Enzym definiert, die unter den oben genannten Bedingungen eine Extinktionszunahme von 0.001/min. verursacht (Zweipunktmessung)

### **Rückstandsanalyse der Krillkutikula**

Präparation: Die Kutikeln wurden im Vergleich zu den Präparaten für die Enzymbestimmung anders präpariert. Vor allem wurde darauf geachtet, das Material von Weichgewebe (Epidermis, Muskulatur) frei zu halten.

**Carapax:** Der Carapax wird mit den Pinzettenspitzen (Martin) unterfahren und angehoben. Mit den Spitzen der Pinzette wird er von der feinen ventralen Membran getrennt und abgehoben. Mit der runden Seite der Pinzette wird eventuell anhaftendes Weichgewebe sorgfältig zu den Seiten hin ausgestrichen. Der gesäuberte Carapax wird anschließend leicht mit 70% Ethanol abgetupft

**Pleonkutikula:** Das Abdomen wird vom Cephalothorax durch einen sauberen Schnitt getrennt, ebenso wird das 6. Pleonsegment entfernt. Mit einer Iritektomieschere (Martin) werden durch einen geraden lateralen Schnitt auf beiden Seiten des Pleons die dorsalen Sklerite von den ventralen getrennt. Es wurde darauf geachtet, die Schnitte immer im gleichen Bereich auszuführen. Das Abdomen wird sodann umgedreht und die Ventralkutikula und die Muskulatur nach oben weggezogen. Die zusammenhängenden dorsalen Sklerite wurden wie beim Carapax von anhaftendem Weichgewebe sorgfältig befreit und ebenfalls mit 70% Ethanol abgetupft.

Zur Chitin/Protein-Bestimmung diente jeweils eine Pleonkutikula, zur Asche-Bestimmung ein Carapax. Nur im Falle von Exuvien wurden jeweils drei Proben vereinigt.

Bestimmung: Eigene Vorversuche mit hydrolytischer oder enzymatischer Spaltung des Chitins und der anschließenden quantitativen Analyse seiner Bestandteile aus N-Acetyl-Glucosamin zeigten nur geringe Reproduzierbarkeit der Ergebnisse. Die von Miller (1980)

beschriebene Problematik dieses Vorgehens wurde dadurch bestätigt. Auch Spindler (pers. Mittlg.) rät von diesen Methoden ab. Als Standardmethode hatte sich in den Vorversuchen dagegen das einfache Extraktionsverfahren nach Hackman (1962) bewährt, das auch von Miller (1980) empfohlen wird - daher wurde es hier in den Grundzügen übernommen.

Entsprechend dem Schema nach Hackmann wurde mit 2n HCL und anschließend heißer (95°C) 1n NaOH 5h bzw. 12h extrahiert (Abb. IV.21, S. 183). Eine Verlängerung der Zeiten (Hackmann 1962: HCL 48 h) schien nicht sinnvoll, da der Rückstand sich nicht mehr veränderte (s. Abb. IV. 21). Sowohl lange Säure- als auch Alkalieinwirkung bewirken eine unerwünschte Hydrolyse und damit Auflösung des Chitins (Sannan et al. 1975 a und b).

Auf eine anfängliche Entfettung der Kutikeln konnte verzichtet werden, da die Krillkutikula nur geringe Mengen an Lipid enthält (s. Ergebnisse). Der Ascheanteil wurde während der Chitinextraktion fast vollständig entfernt und daher bei der Chitinbestimmung vernachlässigt (vergl. Abb. IV.21). Zur Bestimmung des Mineral(=Asche-)anteils wurde ein eigener Probensatz verwendet.

Der Proteinanteil sollte durch Extraktion mit Lösungsmitteln, die Protein spezifisch lösen, bestimmt werden:

- a) Kalte 1n NaOH
- b) 7m Harnstoff
- c) 1% SDS (Natriumdodecylsulfat)
- d) 0.2 m Essigsäure

Die Bestimmung des in Lösung gebrachten Proteinanteils nach Hartree (Henke 1984) erbrachte jedoch nur geringe Mengen (Abb. IV.21). Erst die Bestimmung nach Kjeldahl oder Extraktion mit heißer 1n NaOH mit anschließender Bestimmung nach Hartree erfaßte den Proteinanteil fast vollständig (s. Abb. IV.22, S. 184). Die Abweichung der Bestimmungsmethoden betrug weniger als 2% (Ballschmieter 1987). Der neben dem Ascheanteil verbleibende Rest auf 100% ist durch schwer lösliches, kovalent an Chitin gebundenes Protein erklärbar (Miller 1980). Außerdem ist damit zu rechnen, daß ein Teil des Chitins hydrolysiert wurde (Sannan et al. 1975 a und b). Eine genauere Eingrenzung des Fehlers ist kaum möglich (Miller 1980).

Da die Bestimmung nach Kjeldahl bzw. durch heiße NaOH/Hartree sehr zeitraubend war, wurde für das Gros der Proben nur der Chitin-

und Ascheanteil analysiert und der verbleibende Rest auf 100% des eingewogenen Materials als Protein definiert.

Außerdem wurde 24h mit KCL extrahiert, das ebenfalls schwach gebundenes Protein in Lösung bringt (Miller 1980). Überraschenderweise erhielt ich jedoch nur einen Rückstand von unter 40% des eingewogenen Kutikelmaterials. Demnach mußten einige Bestandteile leicht löslich sein. Dies wurde in einem weiteren Lösungsversuch mit Aqua dest. geprüft: Hier ergab sich ein Rückstand von nur knapp 50%. Selbst wenn die Kutikula nur 5 Minuten in Wasser gebracht wurde, verlor sie um 30% an Gewicht. Die präparierte Kutikula muß daher als leicht wasserlöslich aufgefaßt werden.

Versuchsablauf: Chitin: Die präparierte Pleonkutikula (ca. 5 mg) wurde für 24h gefriergetrocknet und danach gewogen (Mettler HK, 0.01 mg). In Röhrchen aus TPX (Polymethylpenten) erfolgte sodann die Extraktion mit 5ml 2N HCL unter Rühren (20 °C) für 5h. Nach Zentrifugation wurde abgesaugt und 12h mit 95 °C heißer 1N NaOH extrahiert, sodann erneut zentrifugiert und abgesaugt. Das Chitinmaterial wurde anschließend in eine Filterapparatur (Sartorius SM 165 47) auf gefriergetrocknete und vorgewogene Glasfaserfilter (Whatman GF/C) mit 0.1N HCl gespült. Mit Aqua dest. und Ethanol wurde nachgewaschen. Anschließend wurde der Filter für 12h gefriergetrocknet und gegengewogen. Das Gewicht nach der Extraktion war dem Chitin äquivalent.

Asche: Nach Trocknen und Wiegen (s. Chitinbest.) wurde der Carapax (ca. 3 mg) in vorgewogener Aluminiumfolie für 12h im Muffelofen verascht (550 °C) und nach Abkühlen gegengewogen.

Kontrollen: Es wurde sichergestellt, daß die Menge des eingewogenen Kutikelmaterials ausreichte, um mit ausreichender Genauigkeit nach Extraktion bzw. Veraschung gegenwiegen zu können. Durch Blindversuche (ohne Kutikelmateriale) wurde ausgeschlossen, daß unerwünschte Gewichtsveränderungen des Filtermaterials bzw. der Aluminiumfolie beim Veraschen über der Grenze des Wiegefehlers

lagen. Die TPX-Röhrchen waren gegen die eingesetzten Lösungsmittel inert.

### Statistik

Statistische Unterschiede der gemessenen biochemischen Komponenten im Bezug zum Häutungszyklus wurden folgendermaßen getestet: Der Gesamtdatensatz wurde jeweils auf Normalverteilung nach Fisher und Gleichheit der Varianzen nach Bartlett getestet. Wenn über 50% der zu testenden Mittelwerte einer Normalverteilung entstammten und die Varianzen gleich waren, wurde zunächst der Datensatz auf Signifikanz der Mittelwertunterschiede anhand der zweiseitigen Varianzanalyse geprüft. Im Falle der Ablehnung der Null-Hypothese wurde der Mehrfachtest nach Duncan (Multiple Range Test) zum Vergleich der Mittelwerte herangezogen.

Bei überwiegender Verteilungsschiefe und/oder ungleicher Varianz wurde der verteilungsunabhängige multiple Test nach Nemeyni im Anschluß an den H-Test durchgeführt. Falls der H-Test Signifikanz ergab, der Nemeyni-Test jedoch negativ ausfiel, wurden einzelne Werte paarweise nach dem U-Test miteinander verglichen, multiple Prüfungen wurden jedoch vermieden.

Für alle Berechnungen diente Sachs ( 1982) als Referenz. Die beschriebene Testabfolge war für einen Apple II-Microcomputer speziell programmiert worden.



## ERGEBNISSE

Die Abbildungen zu den Ergebnissen sind auf S. 164 - 188 zu finden.

### Nahrungsaufnahme und Gewebewachstum

Folgende Parameter wurden bestimmt:

1.) Der Phaeopigmentgehalt des Verdauungstrakts gibt Aufschluß über unterschiedliche Raten der Nahrungsaufnahme im Häutungszyklus und damit über Unterschiede in der Energiezufuhr. Diese Ergebnisse sind von Bedeutung für die folgende genauere Analyse der biochemischen Größen. Die Daten stammen aus der Schwarmuntersuchung (Teil II) und wurden Beobachtungen der Füllung des Verdauungstraktes von Krill im Aquarium gegenübergestellt.

2.) Das Verhältnis Trockengewicht zu Naßgewicht. Hieraus kann auf das Ausmaß des Gewebewachstums in Relation zu den Häutungsvorgängen geschlossen werden. Auch die biochemischen Vorgänge sind hiervon betroffen. Es liegen ebenfalls wieder zwei Datensätze vor, und zwar aus der Schwarmanalyse und der Untersuchung in der Admiralty-Bay. Der letztere wurde noch durch Aschegewichts- und Calziumbestimmungen ergänzt.

Die Daten der Schwarmanalyse wurden jeweils in die Gruppen a) adulte Männchen, b) gravide Weibchen bis c) "Andere" eingeteilt und nach Häutungsstadien sortiert. Im Falle der Daten aus den Aquarienstudien oder der Untersuchung an Tieren aus der Admiralty-Bay sind es ausschließlich adoleszente Tiere (s. Mat. und Meth.), deren Stadien ebenfalls bestimmt wurden.

Phaeopigmentgehalt und Füllung des Verdauungstrakts: Die Ergebnisse des Phaeopigmentgehalts sind in Abb. IV.1 dargestellt. Hier zeigt sich ein recht einheitliches Bild: Zu Beginn des Häutungszyklus liegen niedrige Werte in allen Gruppen vor. Innerhalb von maximal 0.6 Tagen (s. Teil I, Tab. I.1 S.9, der Stadien/Zeitserie) steigen diese vom Stadium A- nach A stark an. Im Stadium A+ wird ein Maximum erreicht. Bei den adulten Männchen und den "Anderen" folgt auf einen leichten Rückgang eine längere Plateauphase. Bei den graviden Weibchen wird das Maximum erst im Stadium D<sub>1</sub> erreicht, an das sich ein Minimum anschließt. Alle drei Gruppen jedoch erreichen ihre minimalen Werte im Stadium D<sub>3-4+</sub>, das zeitlich nicht mehr von der eigentlichen Ecdysis zu trennen ist. Theoretisch liegen jedoch zwischen den zeitlichen Grenzen von Stadium D<sub>3-4</sub> und D<sub>3-4+</sub> maximal 0.5 Tage. Folglich sind bei allen Gruppen im wesentlichen zwei Phasen zu unterscheiden: Ein langer Zeitraum weitgehend gleichmäßiger Nahrungsaufnahme wird gefolgt von einem sehr kurzfristigen, direkt häutungsgekoppelten Minimum der Freßaktivität mit einer maximalen Dauer von 1.1 Tagen oder 7 % des Häutungszyklus (Häutungsintervallldauer [HID] = 16.4 d).

Die Füllung des Magens wurde als ja/nein - Entscheidung beurteilt, der Grad der Magenfüllung der Hälterungstiere (Abb. IV.2) wurde nicht berücksichtigt. Grundsätzlich zeigt sich ein der Phaeopigmentkurve ähnlicher Verlauf der Kurve. Jedoch verstreichen 1.4 Tage nach der Ecdysis, bis alle Tiere wieder gefressen haben und der Zeitraum vermindelter Nahrungsaufnahme vor der Häutung ist 1.7 Tage lang. Der gesamte Zeitraum ist mit 3.1 d oder 19 % des Häutungszyklus (mittl. HID = 16.4 d) erheblich länger als die Pigmentkurve bei den Freilandtieren anzeigt.

Verhältnis Trockengewicht zu Naßgewicht: In den drei Gruppen der Schwarmuntersuchung verläuft die Gewichtsbeziehung TG/NG ähnlich (Abb. IV.3): Die Prozentwerte steigen in den ersten drei Stadien (A) an, gefolgt von einem langsameren Anstieg bis zum Maximum in D<sub>2</sub> (Ad. M.: D<sub>1</sub>). Anschließend fallen die Werte wieder über D<sub>3-4-</sub> bis D<sub>3-4+</sub>.

Der Verlauf der Kurven ist folgendermaßen erklärbar: unmittelbar nach der Häutung nimmt die Dicke der Kutikula stark zu, kenntlich an der Zunahme des Trockengewichtsanteils. Gleichzeitig geben die Tiere das während der Häutung aufgenommenen Wasser wieder ab. Dadurch wird der Naßgewichtsanteil geringer: Das TG/NG-Verhältnis wird, bedingt durch beide Vorgänge, also größer.

Während der längsten Phase des folgenden Zwischenhäutungsintervalls werden Reservestoffe eingelagert und neues Gewebe gebildet. Dadurch steigt der Trockengewichtsanteil weiter an.

Kurz vor der nächsten Ecdysis nehmen die Tiere erneut Wasser auf, und das Naßgewicht steigt dadurch: Das TG/NG-Verhältnis nimmt dementsprechend ab. Nur die adulten Männchen bilden in letzterer Hinsicht eine Ausnahme.

Insgesamt sind die Veränderungen jedoch gering, wie die folgenden Tabellen zeigen:

Tab.IV.1 Die relativen Veränderungen des Trockengewichtsanteils in Prozent zwischen verschiedenen Phasen des Häutungszyklus bei Tieren der Schwarmuntersuchung.

| Klasse      | Zunahme [%] | Zunahme [%]          | Abnahme [%]                         | n    |
|-------------|-------------|----------------------|-------------------------------------|------|
|             | A- -> A+    | A+ -> D <sub>2</sub> | D <sub>2</sub> -> D <sub>3-4+</sub> |      |
| =====       |             |                      |                                     |      |
| Ad. Männch. | +0.3        | +0.3                 | -0.3                                | 1248 |
| Gr. Weibch. | +0.7        | +1.0                 | -2.8                                | 424  |
| "Andere"    | +1.5        | +0.9                 | -2.0                                | 1130 |

Die Kurve der Tiere der "Polarstern"-Untersuchung zeigt einen sehr ähnlichen Verlauf in der Entwicklung des TG/NG-Verhältnisses (vergl. Abb. IV.4). Die relativen Gewichtsveränderungen sehen folgendermaßen aus:

Tab.IV.2 Die relativen Veränderungen des Trockengewichtsanteils in Prozent zwischen verschiedenen Phasen des Häutungszyklus bei Tieren der "Polarstern"-Untersuchung

|                 | Zunahme [%] | Zunahme [%]          | Abnahme [%]                         |    |
|-----------------|-------------|----------------------|-------------------------------------|----|
| Klasse          | A- -> A+    | A+ -> D <sub>2</sub> | D <sub>2</sub> -> D <sub>3-4+</sub> | n  |
| =====           |             |                      |                                     |    |
| Adoleszent      |             |                      |                                     |    |
| Männl. & Weibl. | +2.5        | +3.2                 | -2.3                                | 66 |

Im Vergleich der beiden Untersuchungen erweist sich die Trockengewichtszunahme bei den Tieren der "Polarstern"-Untersuchung als etwas größer gegenüber der Schwarmuntersuchung.

Der schnelle Anstieg des Trockengewichtes im Stadium A muß, wie die parallel steigenden Werte des Mineral- d.h. Aschegehaltsanteils zeigen, an der schnellen Komplettierung der Kutikulaschichten liegen (Abb.IV.4). Der Verlauf der Kalzium-Kurve bestätigt dies. Darauf hinzuweisen ist noch, daß im letzten Stadium vor der Ecdysis ( $D_{3-4}$ ) der Ca - Gehalt wieder signifikant sinkt.

Der Vergleich der Entwicklungen des Trockengewichts und des Ascheanteils zeigt, daß die Gewichtszunahme zwischen dem Stadium BC und  $D_2$  tatsächlich im Gewebewachstum begründet liegen muß.

#### Intersegmentales Wachstum

Das Verhältnis der Gesamtlänge zur Carapaxlänge im Häutungszyklus zeigt an, ob die Tiere auch zwischen den Häutungen noch wachsen. Hier handelt es sich ausschließlich um Daten aus der Schwarmuntersuchung.

Das Verhältnis Tierlänge zur Carapaxlänge wurde aufgestellt, da hier eine möglicherweise variable Größe, nämlich die Tierlänge einem fixen Wert, der Carapaxlänge, gegenübersteht. Die Gesamtlänge (GL) kann sich dadurch ändern, daß die sechs Segmente des Abdomens jeweils durch eine viermal gefaltete "Intersegmentalmembran" verbunden sind, die sehr dünn (ca.  $3\mu\text{m}$ ; Dicke der Abdominalkutikula:  $9.7\mu\text{m} \pm 3.7$ ) ist (s.S. 168, Abb.IV.5a). Die Faltung ermöglicht die Bewegung der starren Segmente gegeneinander. Darüber hinaus wäre es jedoch denkbar, daß auch eine gewisse Streckung der "Membranen" durch Gewebewachstum zwischen den Häutungen oder durch Wasseraufnahme kurz vor der Ecdysis erfolgen könnte. Der Carapax (CPX) dagegen ist nicht segmentiert und daher in seiner Länge fixiert.

Wenn sich die Tierlänge während des Häutungszyklus ändert, mußte sich damit auch das Verhältnis zur Carapaxlänge ändern. Bedeutung hätte ein eventuell auftretendes Intersegmentalwachstum dadurch, daß in morphometrischen Analysen (Morris et al., in Vorber.) das Häutungsstadium berücksichtigt werden mußte.

Um festzustellen, ob signifikante Veränderungen vorliegen, wurden zunächst die Regressionen der Gesamtlänge gegen die Carapaxlänge für jedes Häutungsstadium und jede Gruppe berechnet und die Koeffizienten mit Hilfe der Kovarianzanalyse verglichen. Es zeigten sich signifikante Unterschiede in den Steigungen der Geraden ( $p=0.05$ ). Für jedes Tier aus der Stichprobe von 2783 Tieren wurde sodann das Verhältnis GL/CPX gebildet und die Werte in die drei Tiergruppen eingeteilt.

Abb.IV.5 stellt die entsprechenden Daten der Längenverhältnisse dar. Deutlich ist, daß während des größten Teils des Häutungszyklus keine Änderung des Verhältnisses GL/CPX auftritt. Lediglich im Bereich der Ecdysis ist die relative Tierlänge bei den adulten Männchen und der Gruppe "Andere" etwas größer. Das liegt sehr wahrscheinlich an der bereits erwähnten Wasseraufnahme während der Ecdysis.

Bei den graviden Weibchen verändern sich die GL/CPX-Werte ebenfalls, allerdings nicht in dem Ausmaß wie in den anderen Klassen (vergl. Abb. IV.5). Es wird auch deutlich, daß die adulten Männchen erheblich "schlanker" im Vergleich zu den graviden Weibchen sind. Die Gruppe "Andere" nimmt dabei eine Mittelstellung ein.

#### Die stofflichen Veränderungen in den Organen

Den Bestimmungen der Stoffverteilung in den Organen lag ausschließlich Krill aus der Admiralty-Bay zugrunde. Wie bereits erwähnt, wurden an frisch gefangenen, lebenden Tieren die Häutungsstadien bestimmt und Hämolymphe oder Organe entnommen. Auf diese Weise ist der untersuchte Stoffbestand ein Bild der

## Freilandverhältnisse.

Der Gehalt der Hämolymphe an Protein: Die Hämolymphe, so genannt, da sie sowohl Blutfunktion hat als auch Gewebeflüssigkeit darstellt, ist nicht nur Transportmedium, sondern besitzt auch Speicherfunktion (Passano 1960). Daher sind schnelle, physiologisch bedingte, stoffliche Veränderungen im Gesamtorganismus am ehesten in der Hämolymphe erkennbar. Vor allem häutungszyklische Vorgänge können anhand der Hämolympheanalyse klar erkannt werden (Adelung 1971).

Die Abb. IV.6 stellt die Konzentrationsänderungen des Blutproteins des Krills dar: Hier wird ein für Crustaceen typischer Verlauf in allen Einzelheiten offenbar (Travis 1955, Barlow und Ridgeway 1969, Adelung 1971, Spindler-Barth 1976): Zu Beginn des Zyklus treten erhöhte Werte auf, die Folge der Syntheseprozesse vor allem im Integument kurz nach der Häutung sind. Nachdem die Kutikula im Stadium BC komplettiert ist, folgt eine kontinuierliche Steigerung der Werte, bis das Tier im Stadium D<sub>2</sub> wieder häutungsbereit ist. Während dieser Phase wird Gewebe gebildet, und Reservestoffe werden eingelagert, kenntlich auch an der Zunahme des Trockengewichts (s.o., Abb. IV.1 und 2). Der signifikant erhöhte Proteinspiegel in D<sub>3-4</sub> läßt auf massive Rückresorptionsprozesse schließen. In der Phase unmittelbar vor der Häutung nimmt der Krebs Wasser auf, ebenfalls aus der Kurve des TG/NG-Verhältnisses erkennbar, so daß die Proteinwerte relativ, durch Verdünnung bedingt, sinken. Die Unterschiede in den Werten sind statistisch hochsignifikant und von geringen Schwankungen geprägt.

Der Gehalt der Hämolymphe an Lipid: Die Unterschiede im Lipidgehalt sind weder in der Varianzanalyse noch im H-Test signifikant ( $p \geq .05$ , Abb. IV.7). Erhöhte Werte sind zwar in den Stadien vor und nach der Häutung erkennbar, aber auch der Beginn der Proecdysis (D<sub>0</sub>) ist durch erhöhte Lipidkonzentration gekennzeichnet. Ein regelmäßiger Anstieg wie im Fall der Proteine ist nicht offensichtlich.

Der Gehalt der Hämolymphe an Glycogen: Ähnliches wie im Fall der Lipide ist für den Gehalt an Glycogen deutlich (Abb. IV.8): Sämtliche stadiengekoppelten Differenzen sind statistisch nicht absicherbar. Dieses liegt vor allem in der sehr hohen Schwankung (vergl. 95%-Vertrauensbereiche) begründet. Auffällig sind allerdings Maxima in den unmittelbaren Stadien vor und nach der Ecdysis und im Stadium D<sub>1</sub>''-'''. Ein Anstieg der Werte im Verlauf der mittleren Häutungsstadien ist, verglichen mit dem Blutprotein, nicht erkennbar.

Der Gehalt der Hämolymphe an Glucose: Die Schwankungsbreite ist wesentlich geringer als bei Glycogen (Abb. IV.9), ein intermediärer Anstieg zwischen BC und D<sub>2</sub> findet auch hier nicht statt. Statistisch signifikant ist der hohe Glucosewert unmittelbar nach der Häutung gegenüber dem späten Postecdysis-Stadium BC.

Der Gehalt der Hämolymphe an N-Acetyl-Glucosamin: (Abb. IV.10). Über den längsten Zeitraum des Häutungszyklus hinweg befinden sich die Glucosaminwerte an der Nachweisgrenze. Hochsignifikant erhöhte Konzentrationen kennzeichnen dagegen die unmittelbar häutungsgekoppelten Stadien. Aber auch zu Beginn der Proecdysis erscheint Glucosamin in erhöhtem Maße in der Hämolymphe.

Zusammenfassend kann festgestellt werden, daß ein längerfristiger, charakteristischer Anstieg des Proteins in der Hämolymphe auftritt, in den anderen Stoffklassen aber ausbleibt. Statistisch absicherbare Konzentrationsunterschiede sind meist zu Beginn und gegen Ende des Häutungszyklus offenbar. Außerdem sind häufig erhöhte Werte ganz zu Anfang oder in der beginnenden Proecdysis auffällig.



Tab.IV.3 Glycogen- und Glucosegehalt in verschiedenen Organen von E. superba als Mittelwert von 4-14 Bestimmungen pro Stadium in [mg/g] Frischgewicht. MW-ges: Gesamtmittelwert; V%: Variationskoeffizient; VB: 95% Vertrauensbereich.

| Stadium | A- | A | BC | D0 | D1 | D2 | D3-4 | MW-ges | V% | VB | n |
|---------|----|---|----|----|----|----|------|--------|----|----|---|
|---------|----|---|----|----|----|----|------|--------|----|----|---|

### Glycogen

|     |      |     |     |     |      |      |      |      |    |     |    |
|-----|------|-----|-----|-----|------|------|------|------|----|-----|----|
| HBP | 11.3 | 4.3 | 5.5 | 7.3 | 22.9 | 10.2 | 13.5 | 11.8 | 98 | 2.9 | 64 |
| MSK | 1.8  | 1.8 | 1.2 | 1.9 | 3.1  | 1.5  | 3.8  | 2.3  | 90 | .5  | 65 |
| KUT | 6.7  | 3.2 | 3.3 | 3.6 | 5.4  | 2.8  | 3.2  | 3.7  | 66 | .6  | 66 |
| RST | 2.8  | 3.2 | 2.9 | 2.5 | 7.3  | 2.8  | 6.0  | 4.1  | 89 | .9  | 65 |

Σ 21.9

### Glucose

|     |      |     |     |     |      |     |     |     |    |     |    |
|-----|------|-----|-----|-----|------|-----|-----|-----|----|-----|----|
| HBP | 13.4 | 3.0 | 2.4 | 6.6 | 10.6 | 7.3 | 6.7 | 5.0 | 89 | 1.1 | 69 |
| MSK | 3.3  | 1.0 | .3  | 1.3 | 1.4  | .7  | 1.8 | 1.6 | 55 | .2  | 66 |
| KUT | 8.7  | 1.5 | .9  | 2.6 | 2.0  | 1.8 | .8  | 1.9 | 65 | .3  | 69 |
| RST | 3.5  | 2.2 | 1.1 | 1.9 | 2.5  | .8  | 3.3 | 2.3 | 63 | .4  | 65 |

Σ 10.8

Σ-ges 32.7

=====

Der Gehalt der Stoffklassen in Hepatopankreas und Abdominal-  
muskulatur: Statistische Unterschiede konnten lediglich im Gehalt an  
Glycogen in Hepatopankreas, Muskel und Restkörper festgestellt  
werden. In den übrigen Stoffklassen und Organen ergaben sich keine  
weiteren Signifikanzen. Die Ergebnisse werden daher nicht in  
einzelnen Abbildungen, sondern in tabellarischer Form dargestellt  
(Tab. IV.3).

Glycogen/Glucose: (Abb.IV.11). Zusätzlich zu der  
Mitteldarmdrüse (Hepatopankreas) und im Muskel wurden diese  
Kohlehydrate auch im Integument bestimmt, da Literaturangaben  
(Spindler-Barth 1976) und auch die eigenen histochemischen  
Untersuchungen (Buchholz und Buchholz, in Vorb.) darauf hinwiesen,  
daß vor allem Glycogen im Integument zu finden ist. Gleichzeitig  
wurden beide Stoffe auch im "Restkörper", der nach der Präparation  
zurückblieb, bestimmt, um die Kohlehydratwerte, auch bezogen auf das  
Ganztier, angeben zu können. Bisher fehlen solche Angaben in der  
Literatur. Glycogen ist bekanntermaßen nach den Lipiden der  
wichtigste energiereiche Speicherstoff im Tierreich.

Zieht man die Abb. IV.11 zu Rate, so fallen zunächst  
Übereinstimmungen mit dem Erscheinungsbild der Stoffklassen in der  
Hämolymphe auf: Kurz vor und nach der Häutung sind erhöhte  
Konzentrationen an Glycogen feststellbar, im Falle der  $D_{3-4}$ -Werte  
auch signifikant. Besonders ausgeprägt ist das signifikante Maximum  
des Glycogens in der beginnenden Proecdysis im Stadium  $D_1''-'''$ .  
Der leichte Anstieg im Hepatopankreas in den intermediären  
Häutungsstadien BC- $D_2$  ist statistisch nicht absicherbar.

Die drei beobachteten Maxima sind ebenfalls in Kutikula und  
Restkörper signifikant.

Obwohl die parallel gewonnenen Glucosewerte statistisch nicht  
zu unterscheiden sind, zeigt Tab IV.3 aber doch in den drei Phasen  
erhöhter Glycogenwerte ebenfalls deutliche Maxima der Glucose. Als  
Maß für die Schwankung der Werte wird in Tab. IV.3 der  
Variationskoeffizient angegeben. Dieser liegt im Falle des  
Glycogens sehr hoch, bei Glucose jedoch niedriger. Dadurch, daß  
z.T. deutliche stadienabhängige Unterschiede existieren, wird der  
Koeffizient rechnerisch allerdings größer, als dies für einzeln

Tab.IV.4 Proteingehalt in Hepatopankreas und Abdominalmuskel von E. superba als Mittelwert von 4-8 Bestimmungen pro Stadium in [%/g] TG. MW-ges: Gesamtmittelwert; V%: Variationskoeffizient; VB: 95% Vertrauensbereich. Lipidgehalt aus Bachler (1984; n=5-21; MW-ges und VB: gewichtete Werte)

| Stadium        | A-   | A    | BC   | D0   | D1   | D2   | D3-4 | MW-ges | V% | VB  | n  |
|----------------|------|------|------|------|------|------|------|--------|----|-----|----|
| HBP<br>PROTEIN | 28.2 | 21.5 | 19.4 | 26.8 | 19.7 | 20.3 | 21.7 | 22.1   | 43 | 2.6 | 52 |
| HBP<br>LIPID   | -    | -    | 26   | 30   | 27   | 24   | -    | 26     | 35 | 4   | 25 |
| MSH<br>PROTEIN | 59.4 | 46.3 | 48.1 | 60.1 | 58.6 | 51.7 | 49.3 | 52.9   | 32 | 4.7 | 52 |
| MSK<br>LIPID   | -    | -    | 21   | 9    | 13   | 11   | -    | 13     | 31 | 1   | 55 |

berechnete Stadien charakteristisch ist.

Der für das Ganztier geltende addierte Wert von Glycogen/Glucose liegt mit  $32.7 \text{ mg/g} \approx 3 \%$  des Frischgewichtes verhältnismäßig niedrig (s. Tab. IV.3 und Diskussion).

Protein/Lipid: Die Proteinwerte in Hepatopankreas und Muskel weisen, wie der Variationskoeffizient zeigt, verhältnismäßig geringe Schwankungen auf und bleiben über den Häutungszyklus hinweg statistisch gleich. Eventuelle Umschichtungs- und Speicherphasen werden dadurch nicht offensichtlich.

Die Lipidwerte umfassen lediglich die intermediären Häutungsstadien BC-D<sub>2</sub>. Sie sind der Dissertation von Frau Bachler (1984) entnommen. Da der Originaldatensatz nicht zur Verfügung stand, mußte von der hier sonst angewandten statistischen Routine abgewichen werden, und es konnte nur ein paarweiser Mittelwertvergleich anhand des t-Tests (Sachs 1982) durchgeführt werden. Verglichen wurden jeweils die Veränderungen zwischen den Stadien BC und D<sub>2</sub>. Der Lipidgehalt im Hepatopankreas zeigt danach keine signifikante Veränderung ( $p \geq 0.05$ ), während die Werte zwischen diesen Stadien im Abdominalmuskel sogar signifikant ( $p \leq 0.01$ ) niedriger werden (vergl. Tab. IV.4).

#### Der Gehalt an Adenosinnukleotiden und die Energiesättigung

Die Adenosinnukleotide sind die "Energiewährung" der Organismen: Der Großteil der biochemischen Umsetzungen bezieht ihre treibende Kraft aus der Abspaltung der energiereichen Phosphate des Adenosintriphosphats ATP. Kennzeichnend für den Energiegehalt ist folglich die Menge an verfügbarem ATP.

Als Maßzahl für die Mengenverhältnisse der Adenosinnukleotide wird häufig die Energiesättigung AES, im englischen Sprachgebrauch "adenylate energy charge", verwendet. Sie stellt eine Bilanz des ATPs im Verhältnis zu seinen weniger energiereichen Umsetzungsprodukten Adenosindiphosphat ADP und Adenosinmonophosphat AMP dar:

$$AES = ([ATP] + \frac{1}{2}[ADP]) / ([ATP] + [ADP] + [AMP])$$

In der vorliegenden Arbeit wurde der ATP-Gehalt im Cephalothorax und Abdomen des Krills bestimmt und mit dem anderer Organismen verglichen. ATP-Gehalt und Energiesättigung geben darüber hinaus Aufschluß über Phasen unterschiedlich hohen Energieverbrauchs im Häutungszyklus.

Für die Bestimmung wurde ein chromatographisches Verfahren mit Hilfe der Hochdruck-Flüssigkeitschromatographie (HPLC = High Pressure Liquid Chromatography) entwickelt. Dieses hat den Vorteil, daß es alle drei Phosphate in einem Arbeitsgang erfaßt. Außerdem kann gleichzeitig festgestellt werden, ob noch andere Nukleotidphosphate, wie Cytidin-, Uridin- oder Guanosinnukleotide (CTP, UTP, GTP) eine Rolle spielen. Nicht zuletzt kann überprüft werden, ob und welche Abbauprodukte erscheinen. Auf diese Weise kann entschieden werden, ob einerseits die Probenkonservierung ausreichend gut war und generell, welche Abbauewege beschritten werden. Der Schwerpunkt der Ergebnisse im Rahmen der vorliegenden Arbeit soll jedoch lediglich auf Gehalt und Umsatz der Adenosinnukleotide gelegt werden.

Da vermieden werden sollte, daß Umsetzungsartefakte während der Präparation entstehen, wurden die Tiere nur in Cephalothorax und Abdomen geteilt. Weitere Organpräparationen wurden nicht vorgenommen. Im Cephalothorax liegen vorwiegend Synthesezentren des ATPs, wie Kiemen und Hepatopankreas. Das Abdomen enthält die massive Schwanzmuskulatur, wodurch hohe Umsatzraten zu erwarten sind.

Die Nukleotide im Häutungszyklus: Die Ergebnisse werden zunächst in Abb. IV. 12 und 13 im Überblick dargestellt. Die analysierten Substanzen wurden in der Reihenfolge aufgetragen, wie sie im Chromatogramm erscheinen.

Es fällt auf, daß sowohl im Cephalothorax als auch im Abdomen das ATP gegenüber ADP und AMP weit überwiegt. ADP ist nur in geringer Konzentration vorhanden, und AMP kommt nur in Spuren vor. Das ATP ist im Abdomen im Bezug auf das Frischgewicht dreimal so hoch konzentriert wie im Cephalothorax. Eine Ausnahme macht das

Stadium BC: hier liegt die ATP-Konzentration ca. 5x so hoch wie im Durchschnitt im Cephalothorax (unterschiedlicher Maßstab der Ordinaten!). Sonst sind stadienabhängige Konzentrationsunterschiede nur schwach ausgeprägt.

Andere Nukleotidtriphosphate liegen ebenfalls nur in geringer Menge vor und sind statistisch weder im Häutungszyklus noch im Vergleich von Cephalothorax und Abdomen verschieden.

Die Abbauprodukte aus dem Nukleotidstoffwechsel Inosinmonophosphat (IMP), Inosin (INO) und Hypoxanthin (HYX) sind ebenfalls nur in geringen Mengen vorhanden. Dieses ist als wichtiger Hinweis darauf zu werten, daß keine unerwünschten Konservierungs- und Lagerungsartefakte entstanden sind.

Andere Substanzen kommen nur in Spuren vor und wurden daher vernachlässigt.

Im folgenden sollen ATP-Konzentration und die Energiesättigung eingehender betrachtet werden.

Tab. IV.5 Vergleich von ATP-Konzentration und Energiesättigung (AES) in Cephalothorax (CTX) und Abdomen (ABD) von E. superba

| Organ | Messgröße | MW<br>[µg/mg] FG | SD<br>± | H <sub>Test</sub><br>(H <sub>Tab.</sub> =12.6) |
|-------|-----------|------------------|---------|------------------------------------------------|
| ===== |           |                  |         |                                                |
| CTX   | ATP       | 2.55             | .30     | 5.3 n.s.!                                      |
|       | AES       | .94              | .01     | 16.7                                           |
| ABD   | ATP       | 7.30             | 2.17    | 17.1                                           |
|       | AES       | .95              | .01     | 13.3                                           |

Die statistische Auswertung ergab, daß die Unterschiede zwischen den Stadien des Häutungszyklus in einem Fall nicht

signifikant und in den anderen Fällen nur schwach abzusichern sind (vergl. Tab.IV.5).

Betrachtet man die aufgetragenen ATP-Werte in Abb. IV.14 und 15, so sind nur geringe stadienabhängige Unterschiede erkennbar. Eine leichte Tendenz erhöhter Werte ist zu Beginn und Ende des Häutungszyklus erkennbar. Aber in nur einem Fall ist ein solcher Wert durch den U-Test absicherbar: Im Abdomen ist der  $D_{3-4}$  - Wert gegenüber der ATP-Konzentration zu Beginn der Proecdysis erhöht.

Im Cephalothorax ist der BC-Wert eindeutig erhöht. Er schwankt allerdings stark.

Die Energiesättigung weist Werte nahe 1.0 auf, liegt also sehr hoch und ist durch geringe Schwankungen gekennzeichnet. Die stadienabhängigen Unterschiede sind minimal.

Zum Vergleich wurden die Nukleotide auch bei M. norvegica bestimmt, um eine Übersicht über den ATP-Gehalt und das Ausmaß der Energiesättigung zu erhalten. Hierzu lag lediglich Probenmaterial des Stadiums BC vor. Die Werte des nordischen Krills wurden mit den entsprechenden BC-Daten des antarktischen Krills im paarweisen Vergleich mit Hilfe des t-Tests verglichen (jeweils  $n=6$ ).

Tab.IV.5a ATP-Konzentration und Energiesättigung in Cephalothorax (CTX) und Abdomen (ABD) von M. norvegica im Stadium BC sowie Signifikanzen im Vergleich mit E. superba im Stadium BC (t-Test;  $n=6$ ; n.s.: nicht signifikant)

| Organ | Mess-<br>größe | MW<br>[ $\mu\text{g}/\text{mg}$ ] FG | SD<br>$\pm$ | Signifikanz<br>(p) |
|-------|----------------|--------------------------------------|-------------|--------------------|
| ===== |                |                                      |             |                    |
| CTX   | ATP            | 4.63                                 | 0.70        | .001               |
|       | AES            | .93                                  | .01         | n.s.               |
| ABD   | ATP            | 10.07                                | 1.37        | .001               |
|       | AES            | .95                                  | .01         | n.s.               |

Chitinolytische Enzyme und Proteasen in der Kutikula und im  
Verdauungstrakt in Abhängigkeit vom Häutungszyklus  
und von der Jahreszeit

Die chitinolytischen Enzyme von E. superba und M. norvegica wurden von Spindler und Buchholz (1987) aus Ganztieren und Integumentpräparaten isoliert und teilweise charakterisiert. Es handelt sich dabei um die Enzyme Chitinase und N-Acetyl-Glucosaminidase ( $\beta$ -NAG-ase). Chitinase zerlegt als Endoenzym Chitin in Oligosaccharide. Die  $\beta$ -NAG-ase greift die endständigen Amino Zucker an. Das freigesetzte N-Acetyl-Glucosamin kann sodann aus dem Integument rückresorbiert und wieder in den Stoffwechsel eingeschleust werden.

Nicht nur im Integument wurden die chitinabbauenden Enzyme lokalisiert, auch Präparate des Verdauungstrakts wiesen hohe Aktivitäten auf.

Die Vorversuche erbrachten, daß beide Enzyme leicht und vollständig zu extrahieren waren, sich thermisch äußerst stabil verhielten und in hohen Aktivitäten vorlagen. Die Routineanalysen konnten in hoch zentrifugierten, wässrigen Rohextrakten ohne weitere Reinigungsschritte vorgenommen werden. Eine sichere Bestimmung war durch diese Eigenschaften gewährleistet (Spindler und Buchholz 1987). Nachteil der Bestimmungsmethode der Chitinase ist, daß in der Analyse die Reaktionen über mehrere Zwischenschritte verlaufen und daher große Sorgfalt in der Gleichbehandlung der Proben verlangen. Die Bestimmung ist durch komplizierte Vorbereitung und durch eine lange Inkubationszeit (20h) zeitraubend.

Da die Kutikula proteinreich (s.u.) ist, sollte geprüft werden, ob auch Proteasen im Integument aktiv sind. Die verwendete Reaktion mit dem Substrat Azocasein ist verhältnismäßig unspezifisch. Daher wurden lediglich die Temperatur- und pH-Optima der wirksamen Enzyme bestimmt, aber keine eingehendere Charakterisierung vorgenommen.

Darüber hinaus diente die Bestimmung der Proteaseaktivität im Verdauungstrakt der Charakterisierung der häutungsspezifischen



## Aktivitätsänderungen.

Chitinase und Proteasen im Integument: Überraschenderweise ist die Chitinaseaktivität in fast allen Phasen des Häutungszyklus verhältnismäßig hoch (Abb IV.16). Nur das Stadium BC macht hier eine Ausnahme. Der Anstieg von BC auf das folgende Stadium D<sub>0</sub> ist statistisch signifikant, ebenso das ausgeprägte Maximum in D<sub>3-4</sub> kurz vor der Häutung. Der Wert in A ist aufgrund hoher Schwankung nicht signifikant unterschiedlich gegenüber BC.

Die Aktivität der Protease bleibt sehr gering. Trotz hoher Aufkonzentrierung im Inkubationsansatz und langer Inkubationszeit lagen die Extinktionen der Probenansätze in der Nähe der Nachweisgrenze. Allerdings sind höhere Werte zu Beginn und Ende des Häutungszyklus erkennbar. Die Unterschiede sind jedoch statistisch nicht abzusichern.

$\beta$ -NAG-ase im Integument: Hier sind zwei Phasen im Häutungszyklus klar zu unterscheiden (Abb. IV.17): von A bis zum beginnenden Stadium D<sub>1</sub> sind die Aktivitäten zwar noch eindeutig meßbar, liegen jedoch niedrig. Das geringe Maximum in A- ist nicht signifikant. In D<sub>1</sub> folgt dann ein steiler, signifikanter Anstieg bis auf das 13-fache des BC-Wertes im Stadium D<sub>2</sub>. Diese Phase hoher Aktivität bleibt bis zum Ende des Zyklus erhalten.

Chitinase und  $\beta$ -NAG-ase im Integument in Abhängigkeit von der Jahreszeit: Bei beiden Enzymen treten Phasen niedriger und hoher Aktivität auf (Abb. IV.18): Bei der Chitinase findet sich nur im Stadium BC deutlich erniedrigte Aktivität, bei der  $\beta$ -NAG-ase ist der Häutungszyklus im Hinblick auf die Höhe der Enzymaktivität zeitlich zweigeteilt.

Chitinase und  $\beta$ -NAG-ase im Integument von *M. norvegica* : Die Untersuchung der Enzymaktivität beim nordischen Krill zeigt, daß die Chitinase im Nordsommer etwa vergleichbare Aktivität wie bei antarktischem Krill im Südsommer aufweist (Abb. IV.18). Der Unterschied ist im t-Test nicht signifikant. Die  $\beta$ -NAG-ase-Werte des nordischen Krills liegen dagegen etwa doppelt so hoch wie bei

der antarktischen Euphausiide. Der Unterschied ist allerdings auf Grund hoher Schwankung nur schwach signifikant (t-Test,  $p \leq 0.05$ ).

Die Enzyme im Verdauungstrakt: In der vorliegenden Untersuchung konnte eine Aktivität chitinolytischer Enzyme im Magen, Hepatopankreas und Darm festgestellt werden. Um einen ersten Hinweis auf die Funktion der Enzyme zu erhalten, wurden die Aktivitätsänderungen im Häutungszyklus bestimmt. Als eigentliches Verdauungsenzym wurde parallel Protease gemessen. Auf diese Weise sollte es möglich sein, im Vergleich mit der Protease zu entscheiden, ob sich die Chitinase und  $\beta$ -NAG-ase als typische Verdauungsenzyme verhalten. Interessant ist diese Fragestellung zudem dadurch, daß die häutungsbedingte Unterbrechung der Nahrungsaufnahme bei Krill nur sehr kurz ist (Phaeopigmentgehalt, Abb. IV.1). Fraglich ist, ob und in welchem Ausmaß sich diese kurze "Freßpause" auf die Aktivität der Verdauungsenzyme auswirkt.

Die gemessene durchschnittliche Aktivität ohne Berücksichtigung des Häutungszustandes stellt Tab. IV.6 dar:

Tab. IV.6 Spezifische Aktivität der Protease und der chitino-lytischen Enzyme in Hepatopankreas und Magen (ohne Berücksichtigung des Häutungszustandes); V% Variationskoeffizient

| Enzym                     | Organ | MW  | 95%VB | V% | n  |
|---------------------------|-------|-----|-------|----|----|
| =====                     |       |     |       |    |    |
| Chitinase                 | HEP   | 10  | 2     | 37 | 15 |
| [ $\mu$ M NAG/mg·h]       | Magen | 30  | 8     | 48 | 15 |
| $\beta$ -NAG-ase          | HEP   | 3.3 | .4    | 33 | 31 |
| [nM pNP/mg·min]           | Magen | 5.0 | .7    | 36 | 28 |
| Protease                  | HEP   | 35  | 8     | 63 | 31 |
| [E <sub>366</sub> /g·min] | Magen | 118 | 26    | 56 | 28 |

Im Vergleich sind die Aktivitäten im Integument sehr verschieden von denen im Verdauungstrakt: Die Maximalaktivitäten im Integument sind für Chitinase 2 [ $\mu$ M NAG/mg·h], für  $\beta$ -NAG-ase 4 [nM pNP/mg·min], für Proteasen 0.4 [E<sub>366</sub>/g·min]. Die Chitinase im Verdauungstrakt liegt eine Größenordnung höher als im Integument. Die  $\beta$ -NAG-ase liegt ähnlich, während die Proteaseaktivität 3-4 Größenordnungen höher als im Integument ist.

In Bezug auf den Häutungszyklus stellen sich die Aktivitäten folgendermaßen dar (Abb.IV.19): Sowohl im Magen als auch im Hepatopankreas bleibt die Aktivität weitgehend gleich. Diese Aussage betrifft alle drei Enzyme. Allen Enzymen ist überraschender Weise auch gemeinsam, daß die Aktivitäten weder zu Beginn noch gegen Ende des Zyklus erniedrigt sind. Im Gegenteil, die Abbildung zeigt eine leichte Tendenz zu erhöhten Werten im Bereich der Ecdysis. Eine statistische Prüfung wurde aufgrund geringer Stichprobenzahlen nicht durchgeführt, schien aber auch nicht notwendig, da die Werte ohne Ausnahme und eindeutig für die getroffenen Aussagen sprechen.

Die chitinolytischen Enzyme zeigen das gleiche Verhalten im Häutungszyklus wie die Proteasen. Es ist daher anzunehmen, daß ihre Funktion in der Verdauung von chitinhaltiger Nahrung liegt.

Die Enzyme im Verdauungstrakt in Abhängigkeit von der Jahreszeit: Die untersuchten Wintertiere wurden entweder mit leerem Magen angetroffen oder dieser enthielt nur undefinierbaren Detritus. Die Tiere der sommerlichen Untersuchungen hatten stets einen tiefgrün gefärbten, also mit Phytoplankton gefüllten Verdauungstrakt. Allgemein mußten geringere, jahreszeitlich bedingte Raten der Nahrungsaufnahme sich auch in erniedrigten Aktivitäten der Verdauungsenzyme niederschlagen. Um zu prüfen, ob der unterschiedliche Ernährungszustand an unterschiedlicher Enzymaktivität kenntlich ist, wurden die Sommerwerte im Februar mit Winterwerten vom August und September verglichen. Da oben festgestellt werden konnte, daß die chitinabbauenden Enzyme sich wie Verdauungsenzyme verhalten, wurden diese mit in den Vergleich einbezogen.

Bis auf eine Ausnahme (Chitinase, August) liegen die Aktivitäten im Magen stets höher als im Hepatopankreas (Abb. IV.20). Insgesamt sind die Aktivitäten in den Spätwintermonaten zwar niedriger, jedoch ergeben nur 7 von 12 paarweisen Vergleichen der Wintermonate mit den Februardaten im t-Test signifikant erniedrigte Werte ( $p \leq 0.05$ ). Entsprechend ist zu schließen, daß das untersuchte Enzymbesteck anzeigt, daß trotz augenscheinlich schlechterer Ernährungslage aufgenommene Partikel verdaut werden können.

Auch in diesem Vergleich verhalten sich die chitinolytischen Enzyme nicht anders als das Verdauungsenzym Protease. Eine jahreszeitliche Aktivitätsänderung der chitinolytischen Enzyme, die auf eine Umstellung in der Nahrungswahl hinweisen könnte, ist nicht zu erkennen.

Die Enzyme im Verdauungstrakt bei *M. norvegica*: Die Abb. IV.20 zeigt, daß die  $\beta$ -NAG-ase und Chitinase im Magen und Hepatopankreas der borealen Euphausiide eine vergleichbare Rolle wie bei *E. superba* spielen. Nur die Proteasewerte liegen bei *M. norvegica*

etwas höher.

### Der Stoffbestand der Kutikula in Abhängigkeit vom Häutungszyklus und von der Jahreszeit

Die einwandfreie Bestimmung des Chitins ist schwierig (Miller 1980). Nach ausführlichen Vorversuchen wurde entschieden, nach der Extraktionsmethode von Hackmann (1962) vorzugehen. Zunächst wurde daher getestet, welche Extraktionsmittel, auch in verschiedenen Kombinationen, die Kutikula angreifen. Hier ergaben sich unerwartete Einsichten.

Da kaum direkte systematische Vergleichsdaten über die Zusammensetzung der Kutikula bei verschiedenen Krebsgruppen in der Literatur zu finden sind, wurde mit den hier angewandten Methoden ein solcher Vergleich durchgeführt.

Sodann wurden die Veränderungen des Stoffbestandes im Häutungszyklus bei E. superba dokumentiert. Der Gehalt an Fluorid wurde bereits von der eigenen Arbeitsgruppe untersucht und veröffentlicht (Adelung et al. 1987).

Anschließend wurden die Raten der Gewichtszunahme, der Zunahme der Zahl der Schichten und der Stoffeinlagerung nach der Häutung berechnet sowie eine Bilanz der stofflichen Umschichtungen und des Stoffverlusts durch die Exuvie kurz vor bzw. nach der Ecdysis aufgestellt.

Zum Schluß folgt ein Vergleich der Kutikelzusammensetzung von Winter- und Sommertieren.

Rückstandsanalyse nach Extraktion mit verschiedenen Extraktionsmitteln: Die abpräparierte Krillkutikula ist überraschenderweise leicht wasserlöslich. Abb. IV.21 zeigt, daß vor allem der Mineral- und der Proteinanteil in Lösung geht. Bereits nach 5 Minuten Einwirkung tritt ein Gewichtsverlust von 39% auf.

Die Rückstandsanalyse zeigt weiterhin, daß der Chitinanteil,

der nach Einwirkung von HCL für 5 Stunden und von NaOH für 12 Stunden gewogen wird, auch nach längerer Einwirkung der Lösungsmittel konstant bleibt. Eine zuverlässige Bestimmung ist dadurch möglich.

#### Systematischer Vergleich der Zusammensetzung der Kutikula:

Ballschmieter (1987) analysierte unter meiner Anleitung die Verhältnisse des Stoffbestandes verschiedener Crustaceen in seiner Staatsexamensarbeit (Abb. IV.22). Untersucht wurde die benthisch lebende Strandkrabbe C. maenas, die Schwimmkrabbe Portunus holsatus, die halb-benthische Garnele Crangon crangon und die beiden hier behandelten Euphausiiden. Dabei ergaben sich klare Beziehungen zwischen dem Stoffbestand und der Lebensweise der Tiere: Wenn man die Tiere in der oben angegebenen Reihenfolge als zunehmend pelagisch lebend ansieht, so zeigt sich, daß der Mineralanteil (Aschegehalt) und der Calciumbestand in der gleichen Reihenfolge abnimmt. Dagegen nimmt der Prozentsatz, der auf Chitin und Protein entfällt, zu.

Der Stoffbestand der Euphausiidenkutikula konnte zu 90% des Trockengewichtes identifiziert werden als Mineralanteil, Chitin, Protein und Lipid (Abb. IV.22 und Tab. IV.10).

Der Stoffbestand der Krillkutikula im Häutungszyklus: Sowohl das Trockengewicht als auch der Chitin-, Protein- und Ascheanteil nehmen nach der Ecdysis schnell zu (Abb. IV.23). Im Stadium BC ist die Kutikula chemisch gesehen vollständig. Das Trockengewicht und der Proteinanteil nehmen im Stadium D<sub>1</sub> nach D<sub>2</sub> wieder signifikant ab. Diese Abnahme setzt sich im Stadium D<sub>3-4</sub> weiter fort. In geringerem Ausmaß nimmt in diesen Stadien auch der Anteil des Chitins wieder ab - diese Abnahme ist statistisch jedoch nicht absicherbar. Alle Hauptbestandteile, Chitin, Protein und Mineralstoffe, erreichen in D<sub>3-4</sub> ein Minimum. Dieses betrifft auch den Fluoridgehalt (Adelung et al. 1987). Das Trockengewicht der Exuvie beträgt gegenüber der Kutikula in D<sub>3-4</sub> nur 20%. Der Stoffbestand der Exuvie ist entsprechend gering.

Im Stadium D<sub>2</sub> wurde die sich neu bildende Kutikula entfernt, konnte aber nicht in die Bestimmungen und Berechnungen einbezogen

werden, da nicht genügend Material dafür vorlag. In D<sub>3-4</sub>+ dagegen war auf Grund zunehmender Schichtdicke (vergl. auch Histologie Abb. I.5, S. 21) stets ausreichendes Material für die Analyse des Trockengewichtes und des Stoffbestandes vorhanden. Die neue Kutikula enthält auffallend wenig Protein. Sie besteht fast ausschließlich aus Chitin und Mineralien (Abb. IV.23)

Der schnelle Anstieg der Werte nach der Ecdysis soll im Folgenden noch eingehender analysiert werden. Zwischen den Stadien A- und D<sub>1</sub> läßt sich die Einlagerung der verschiedenen Stoffe in die Kutikula durch die Beziehung

$$y=a + b/x$$

y: Prozent des Maximumwertes der Postecdysis

x: Prozent der Häutungsintervalldauer

gut beschreiben:

Tab.IV.7 Kurvenanpassung des Anstiegs der Werte des Trockengewichts, Chitins, Proteins, Asche, Fluorids und Zahl der Kutikelschichten nach der Ecdysis anhand der Beziehung  $y=a + b/x$ . y: % des Maximums in der Postecdysis  
x: % des Häutungsintervalls  
r: Korrelationskoeffizient

| Kurven-<br>parameter | TG     | Chitin | Protein | Asche  | F-*    | n KUT-<br>schicht |
|----------------------|--------|--------|---------|--------|--------|-------------------|
| =====                |        |        |         |        |        |                   |
| r                    | -.9981 | -.9057 | -.9110  | -.6863 | -.9859 | -.9854            |
| a                    | 101.1  | 96.8   | 94.4    | 92.2   | 106.6  | 103.3             |
| b                    | -126.7 | -127.0 | -131.1  | -91.8  | -414.7 | -375.9            |
|                      |        |        |         |        |        |                   |
| x bei                |        |        |         |        |        |                   |
| y=75                 | 5.4    | 5.8    | 6.8     | 5.3    | 13.2   | 13.3              |

\*F--Werte nach Adelung et al. (1987)

In der Bewertung der Berechnungen wird deutlich, daß zwei Gruppen vorliegen, die sich hinsichtlich des Steigungswertes  $b$  unterscheiden: die Kurven der Trockengewichts-, Chitin-, Protein- und Aschezunahme weisen einen Wert von  $b$  um 100 auf. Der  $b$ -Wert des Fluorids und der Gesamtzahl der Kutikelschichten ist drei bis vier mal größer. Folglich verlaufen die Kurven der ersten vier Parameter steiler als die der letzten beiden, deren Werte im Häutungszyklus also langsamer ansteigen.

Wenn man zum Vergleich den Wert für 75% des erreichbaren Maximums der Stoffsättigung in die Gleichung einsetzt, wird diese Aussage noch klarer: In der ersten Parametergruppe ist der 75%-Wert bereits nach 5 - 7% der Dauer des Häutungszyklus erreicht entsprechend dem Stadium A bis A+. In der zweiten Gruppe ist die Kutikula erst nach 13% des Zyklus zu 75% vollständig, entsprechend dem Stadium BC-. Vergl. auch Abb. IV.24. Die Kurven für Fluorid und Schichtenzahl decken sich dabei fast vollständig.

Die Tab IV.8 faßt die stofflichen Veränderungen am Ende des Häutungszyklus zusammen und gibt eine Bilanz der Umschichtungen des Stoffbestandes in dieser Phase. Es sind sowohl die Veränderungen in Prozent angegeben als auch absolute Werte in mg - die Bezugsgröße ist in diesem Fall ein 40 mm langes Standardtier.

Zunächst zur Entwicklung des Trockengewichtes: Das höchste Trockengewicht wird im frühen Proecdysisstadium  $D_0$  erreicht. Von diesem Stadium bis zum Stadium  $D_{3-4+}$  verringert sich das Gewicht auf 58% durch Resorption von Bestandteilen. Die resorbierten 42% verteilen sich so, daß 21% in der in  $D_{3-4+}$  bereits neu angelegten Kutikula fixiert werden. Die restlichen 21% können somit wieder in den Stoffwechsel zurückgeschleust werden. 20% des Trockengewichts der  $D_{3-4+}$  - Kutikula finden sich in der abgeworfenen Exuvie wieder. Der größere Anteil von 80% des Gewichts geht jedoch aus noch zu diskutierenden Gründen verloren.

Betrachtet man die Umschichtungen des Proteinanteils, so wird folgendes deutlich: Der größte Teil des Proteins der  $D_0$ -Kutikula geht zurück in den Stoffwechsel, während die neue Kutikula nur 1% bindet. In der Exuvie verbleiben nur 21% des  $D_{3-4+}$  - Wertes.

Bei Chitin fällt auf, daß nur 28% des Materials in der  $D_0$ -Kutikula rückresorbiert wird. Dieser Anteil reicht nicht aus, um den





Aufbau der neuen Kutikula zu gewährleisten (36% von  $D_0$ ). Folglich müssen aus dem Stoffwechsel noch 14% beigesteuert werden. Andererseits ist der Stoffeintrag in die neue Kutikula bei Chitin mit 36% von  $D_0$  am höchsten im Vergleich zu Protein (21%) und Asche (3%).

Der Mineralanteil, der durch das Aschegewicht abgeschätzt wurde, bleibt von  $D_0$  bis  $D_{3-4+}$  unverändert: es erfolgt also keine Rückresorption. Entsprechend müssen die Mineralien der neu angelegten Kutikula aus dem Stoffwechsel stammen. In die Exuvie geht 50% des Materials.

Kutikel- und Exuvienzusammensetzung: Im folgenden sollen der Anteil der Kutikula am Tiergewicht und das Ausmaß der Rückresorption abgeschätzt werden. Weiterhin wird der Stoffbestand der Kutikula und der Exuvie verglichen. Es werden jeweils beide Euphausiiden einbezogen.

Bei den Exuvien wurde das Trockengewicht der Pleonkutikula bestimmt. Diese wurde wie die vom lebenden Tier abpräparierte Kutikula behandelt.

Sodann wurde das Trockengewicht von ganzen Exuvien bestimmt.

Teilt man das Gesamtgewicht durch das Pleongewicht der Exuvie, so erhält man einen Faktor, den man auch als Multiplikator dazu verwenden kann, um aus dem Pleongewicht abpräparierter Kutikeln das Gesamtgewicht der Kutikula am lebenden Tier zu berechnen. Es muß allerdings vorausgesetzt werden, daß die Rückresorption von Stoffen von der Körperregion unabhängig gleichmäßig stattfindet. Dieser Faktor ist in Tab. IV. 9 als  $f_1$  angegeben. Das mit Hilfe des Faktors berechnete Kutikelgewicht beträgt für den antarktischen Krill 38% und für den nordischen Krill 19% des gesamten Trockengewichtes. Es differiert also zwischen den Gattungen erheblich.

Teilt man das Pleongewicht der Exuvie durch das Gewicht der vom lebenden Tier abpräparierten Pleonkutikula im Stadium BC, so kann daraus der Prozentsatz des rückresorbierten Stoffanteils berechnet werden (Tab. IV. 9,  $f_2$ ). Dieser liegt sehr hoch, und zwar 88% bei antarktischem Krill und 66% bei nordischem Krill.

Der Vergleich der prozentualen Zusammensetzung von Pleonkutikula und Exuvie der beiden Euphausiiden in der vorliegenden

Tab. IV.9 Vergleich der Kutikel- und Exuvienzusammensetzung der untersuchten Euphausiiden. n=6; SD ist unter den Werten angeg.; Protein als Differenz: %Prot.=100-%Chit.+%Asche; f<sub>1</sub> u.f<sub>2</sub>: s. Text

|                |      | <u>E. superba</u> |        | <u>M. norvegica</u> |        |
|----------------|------|-------------------|--------|---------------------|--------|
|                |      | Ganztier          | Exuvie | Ganztier            | Exuvie |
| =====          |      |                   |        |                     |        |
| Pleon          | [mg] | 3.24              | .38    | 2.22                | .75    |
|                | SD   | .80               | .11    | .28                 | .20    |
| Ganztier       | [mg] | 27.6              | 3.24   | 16.2                | 5.50   |
|                | SD   |                   | 1.57   |                     | 1.07   |
| % vom Ganz-    |      | 37.9              | 4.4    | 19.3                | 6.6    |
| tiergewicht    |      |                   |        |                     |        |
| f <sub>1</sub> |      | 8.5               |        | 7.3                 |        |
| f <sub>2</sub> |      | 88.4              |        | 65.8                |        |
| -----          |      |                   |        |                     |        |
| % Chitin       |      | 31.6              | 34.5   | 23.0                | 24.3   |
|                |      | 12.1              | 19.8   | 3.4                 | 8.5    |
| % Asche        |      | 43.1              | 49.9   | 30.8                | 24.3   |
|                |      | 7.9               | 7.2    | 7.3                 | 12.7   |
| % Protein      |      | 24.0              | 15.6   | 46.2                | 11.9   |
| % Lipid        |      | 1.3               | n.b.   | n.b.                | n.b.   |
|                |      | 0.3               |        |                     |        |
| -----          |      |                   |        |                     |        |

Untersuchung ergibt erhebliche Unterschiede: Der Chitin- und Ascheanteil von E. superba liegt höher als bei M. norvegica - folglich ist der Proteinanteil von M. norvegica höher. Die entsprechenden von Ballschmieter (1987) erhobenen Befunde unterscheiden sich von den hier angegebenen. Dieses liegt vermutlich daran, daß er eine andere Krillpopulation untersuchte - vergl. Abb. IV.22.

Vergleicht man Kutikula und Exuvie im Hinblick auf die Rückresorption, so finden sich weitgehende Übereinstimmungen: bei beiden Arten wird wenig Chitin, aber große Anteile des Proteins abgebaut, während der Mineralanteil proportional stark ansteigt.

Jahreszeitlicher Stoffbestand: Für den Vergleich werden die Analysenergebnisse in zwei Gruppen geteilt: einerseits steht jeweils eine Spätsommer- und eine Spätwinterprobe aus der Admiralty Bay zur Verfügung (Abb.IV.25). Andererseits erhielt ich Spätwinterproben aus dem offenen Ozean bei Südgeorgien, die mit einer Spätsommerprobe aus dem ozeanischen Gebiet bei Elephant Island verglichen werden können.

Ein statistischer Kontingenzvergleich anhand der  $\chi^2$ -Verteilung ergibt keinen signifikanten Unterschied zwischen den beiden Sommerproben. Betrachtet man die Winterproben, so fällt auf, daß der Proteinanteil erheblich größer als im Sommer ist. Der Chitinanteil ist entsprechend kleiner, während die Mineralien einen nur geringfügig größeren Anteil ausmachen.

Werden die Proben statistisch verglichen, so sind der Sommer/Winter-Unterschied der Stoffzusammensetzung des Krills in der Admiralty Bay und die Unterschiede der Februar/August-Verteilungen im ozeanischen Gebiet signifikant. Die Februar/September Werte sind gerade nicht mehr signifikant verschieden ( $p=0.065$ ).

Ein weniger klares Bild ergibt sich, wenn das Kutikelgewicht in  $\mu\text{g/mm}$  bestimmt wird: Die Sommer- und Winterwerte der Admiralty Bay - Tiere unterscheiden sich nicht signifikant. Demgegenüber sind die Winterwerte der vor Südgeorgien gefangenen Tiere doppelt so hoch. Es kann also nicht anhand der wenigen Proben entschieden werden, ob das Kutikelgewicht im Winter generell größer ist, wie die Daten vermuten lassen. Anzuführen ist noch, daß die Arctowski-Probe

im September im Vergleich nur sehr kleine Tiere umfaßt. Der Unterschied dieser Probe in Bezug auf die anderen beiden Winterproben könnte also mit der geringeren Größe der Tiere verknüpft sein.

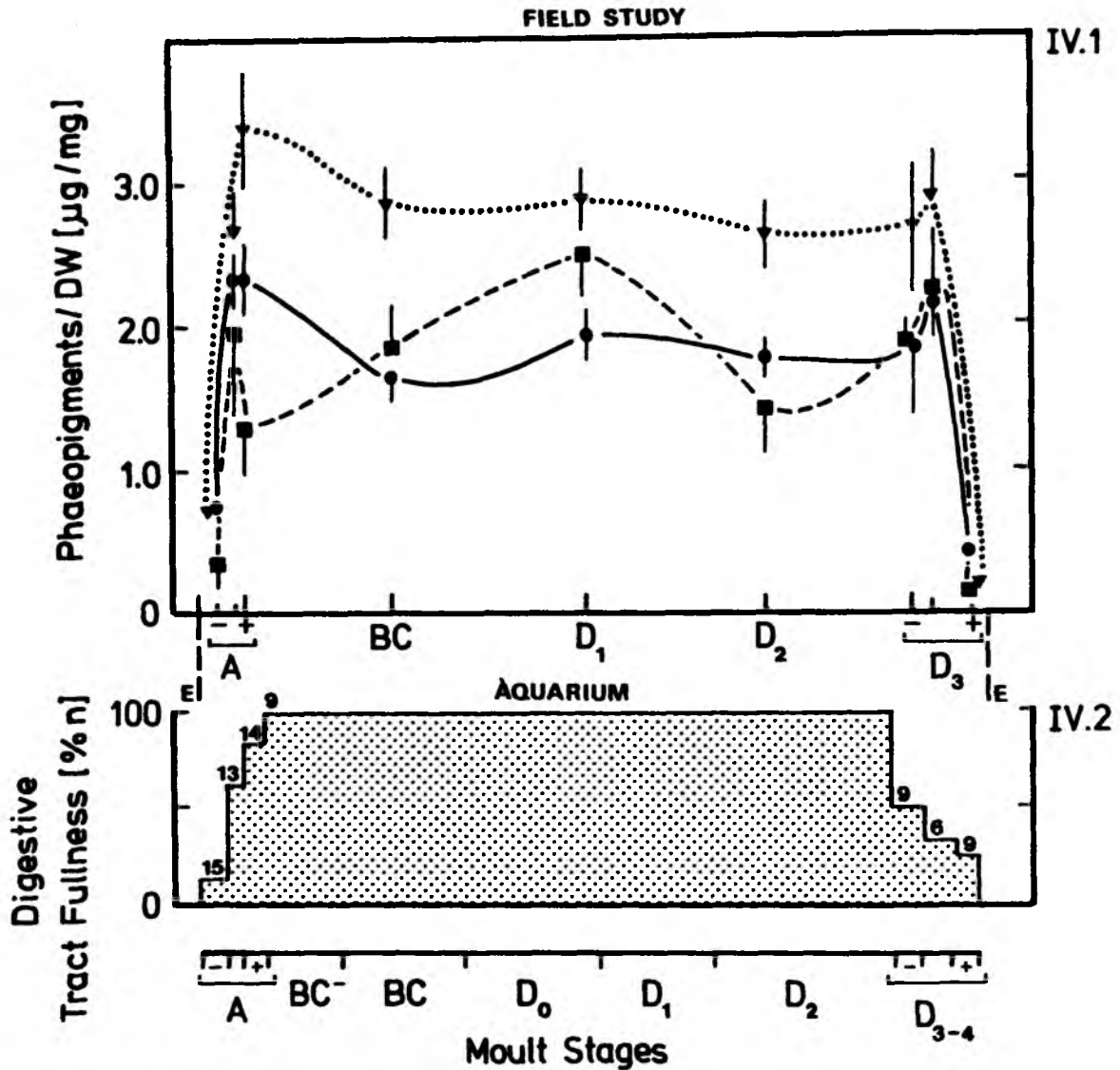


Abb.IV.1 Der Phaeopigmentgehalt von *E. superba* in Bezug zum Häutungszyklus bei Tieren der Schwarmuntersuchung ("Field Study"). Mittelwerte  $\pm$  Standardfehler sind aufgetragen (Der Standardfehler ist teilweise kleiner als die Graphiksymbole); Kreise: adulte Männchen; Quadrate: gravide Weibchen; Dreiecke: "Andere".

Abb.IV.2 Der Prozentsatz der Tiere mit gefülltem Verdauungstrakt im Bezug zum Häutungszyklus in der Aquarienuntersuchung (*E.superba*). Über den Werten ist die Stichprobenzahl angegeben - zwischen den Stadien BC und  $D_2$  betrug diese  $n \geq 20$ .

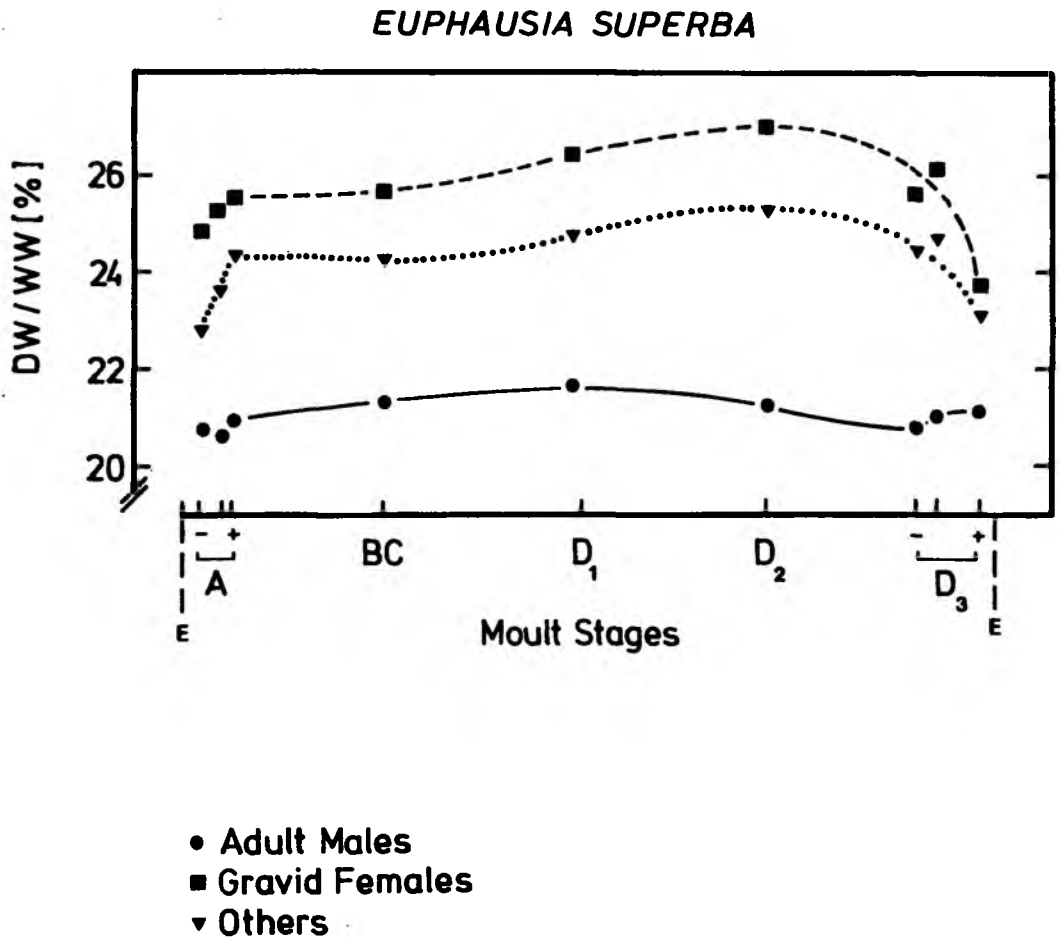


Abb.IV.3 Das Verhältnis Trockengewicht (DW) zu Naßgewicht (WW) in Prozent des Naßgewichts im Bezug zum Häutungszyklus bei E. superba. Die Tiere stammen aus der Schwarmuntersuchung.

# *EUPHAUSIA SUPERBA*

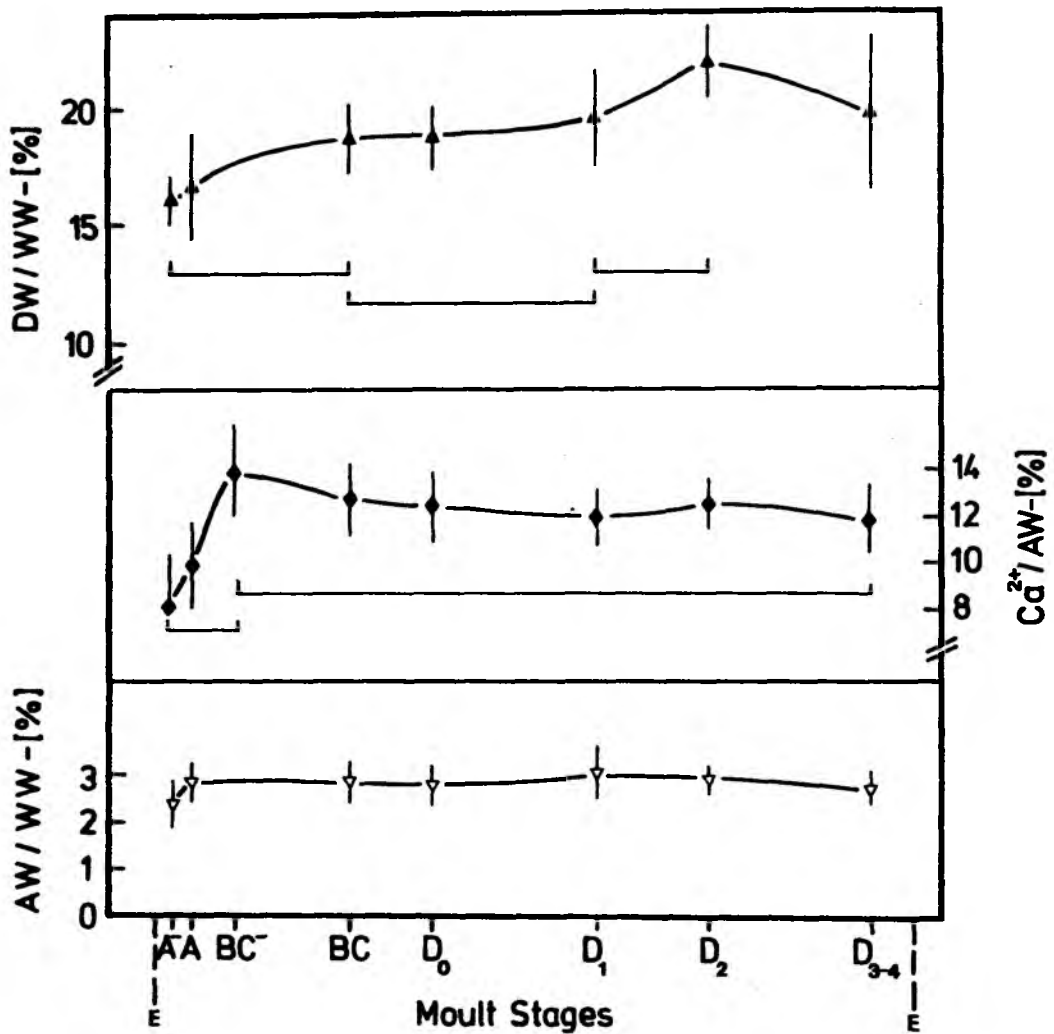


Abb.IV.4 Das Verhältnis Trockengewicht zu Naßgewicht, Calciumgewicht zu Aschegewicht sowie Aschegewicht zu Naßgewicht, jeweils in Prozent des im Nenner stehenden Gewichtes bei individuellen Tieren der "Polarstern"-Untersuchung (*E. superba*). Mittelwerte und 95%-Vertrauensbereich sind aufgetragen, n: 6-14.



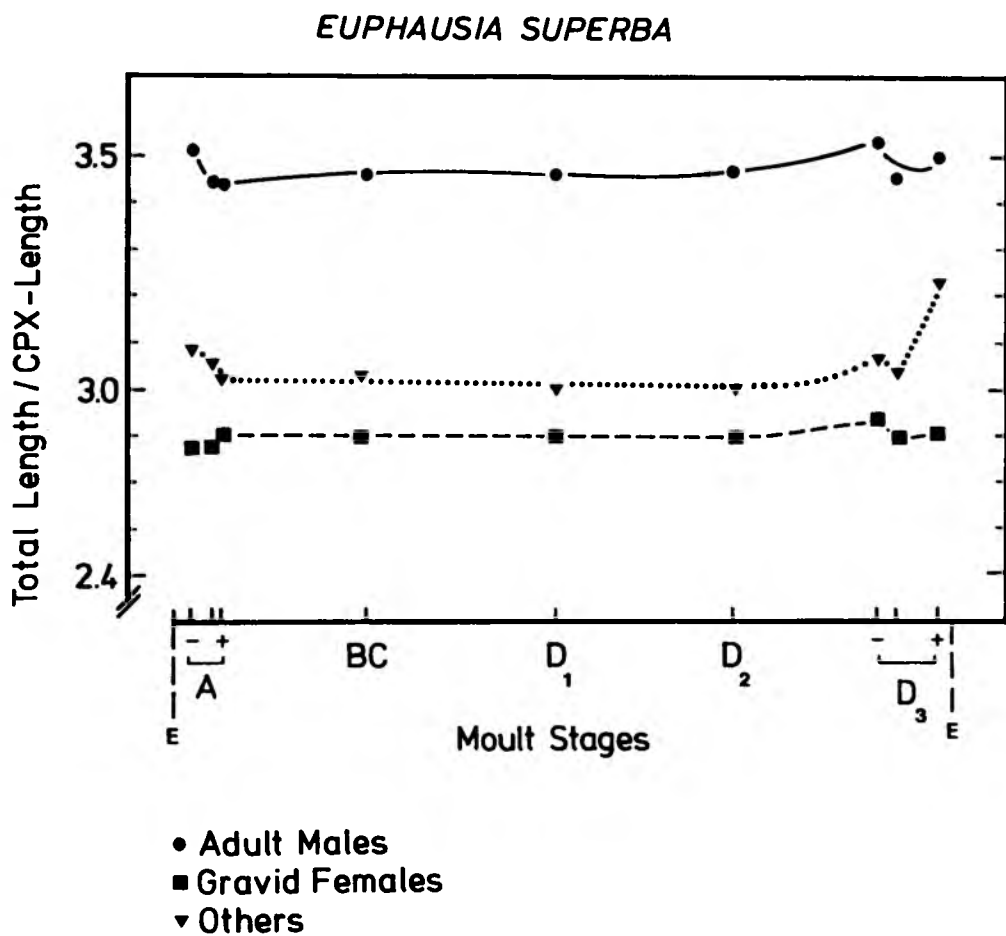
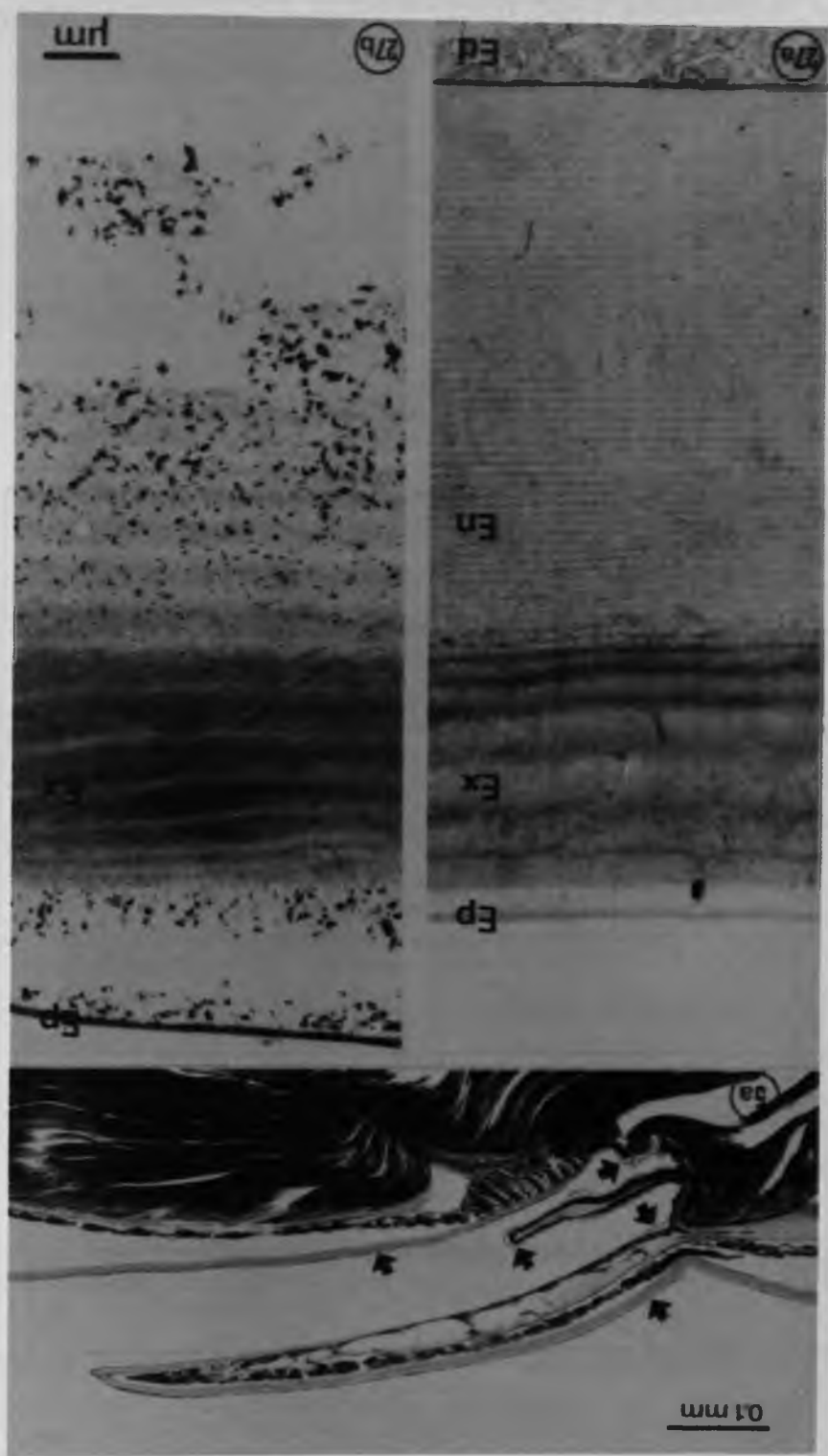
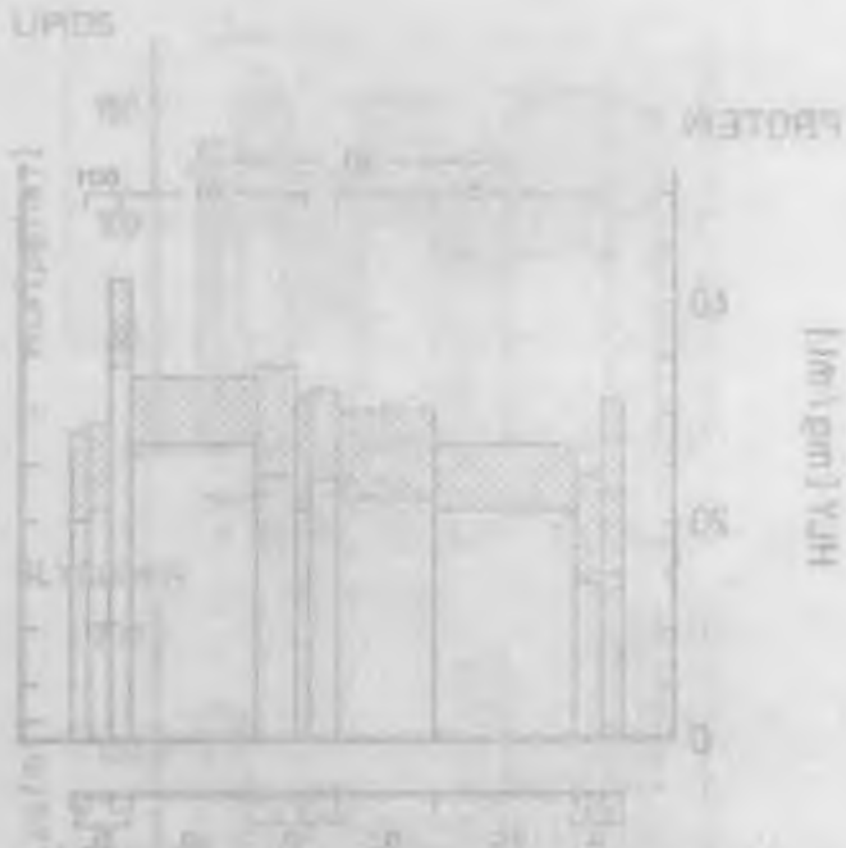


Abb.IV.5b Das Verhältnis Gesamtlänge zu Carapaxlänge bei den Tieren der Schwarmuntersuchung (E. superba).





IV.5a Dorsale Grenze zwischen zwei Abdominalsegmenten von E. superba im Sagittalschnitt. Die mit Pfeilen markierte Kutikula ist teilweise artifiziell von der Epidermis abgelöst und daher gut sichtbar. In der Intersegmentalfalte ist die Kutikula im Vergleich zu den exponierten Bereichen des Abdomens sehr dünn.

IV.27 Vergleich der vollständigen Kutikula von E. superba im Häutungsstadium D<sub>0</sub> (a) und einer Exuvie (b).

(a) Die fast immer leicht abgelöste Epikutikula (Ep), die Exo- (Ex) und die Endokutikula (En) sind typisch ausgeprägt. Ed Epidermis

(b) In der Exuvie sind die abgelöste Epikutikula und die Exokutikula noch zu erkennen. Die Laminae der Endokutikula sind entweder bereits aufgelöst oder stark gequollen. Artefakte wie die elektronendichten Einsprengsel tauchen im Bild auf.

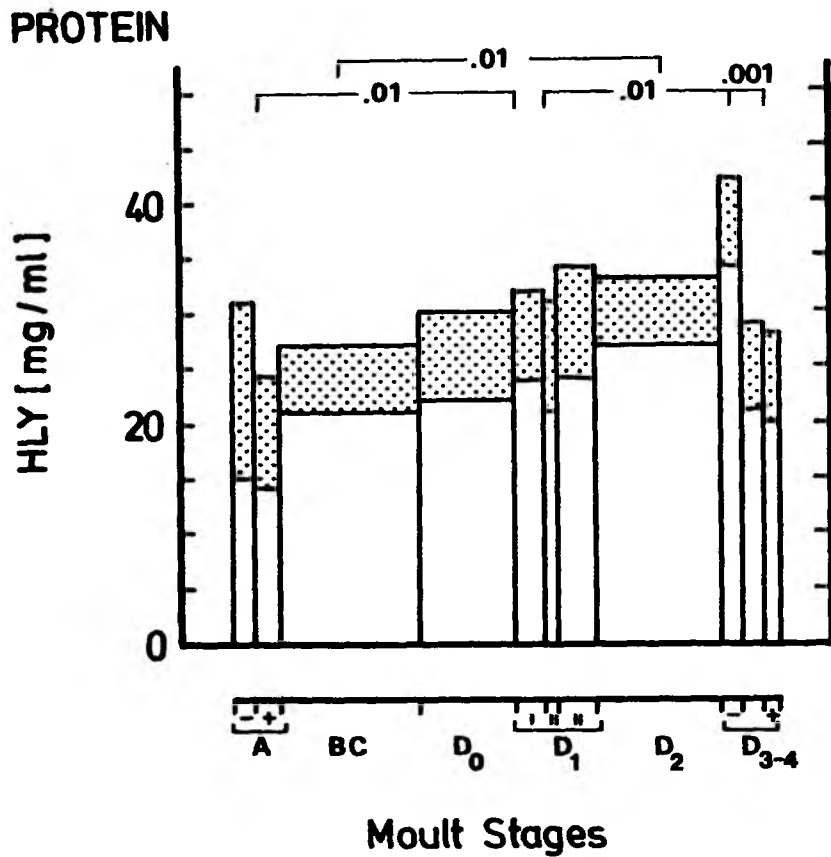


Abb.IV.6 Der Gehalt an Protein in der Hämolymphe im Bezug zum Häutungszyklus bei frisch gefangenen Tieren aus der Admiralty Bay (*E. superba*). Das gerasterte Feld der Blockdiagramme wird nach oben und unten durch das 95%- Vertrauensintervall des Mittelwertes begrenzt; n: 5-17; Die Klammern über dem Diagramm bezeichnen signifikant unterschiedliche Wertepaare.

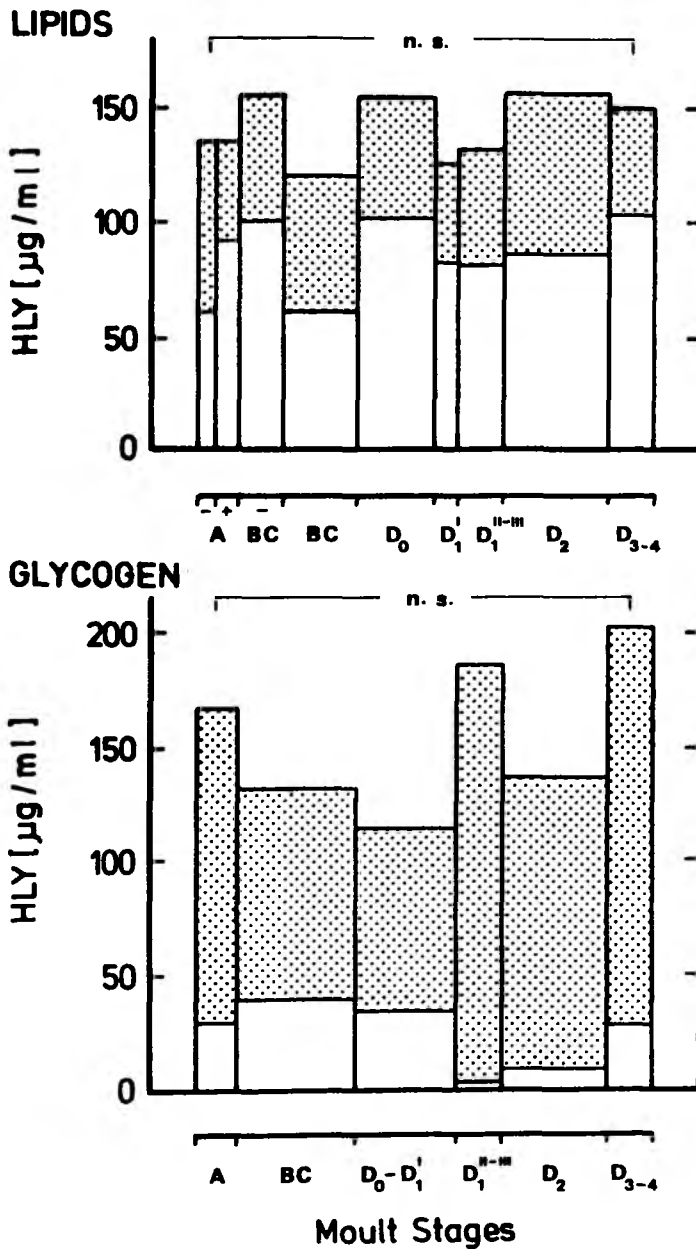
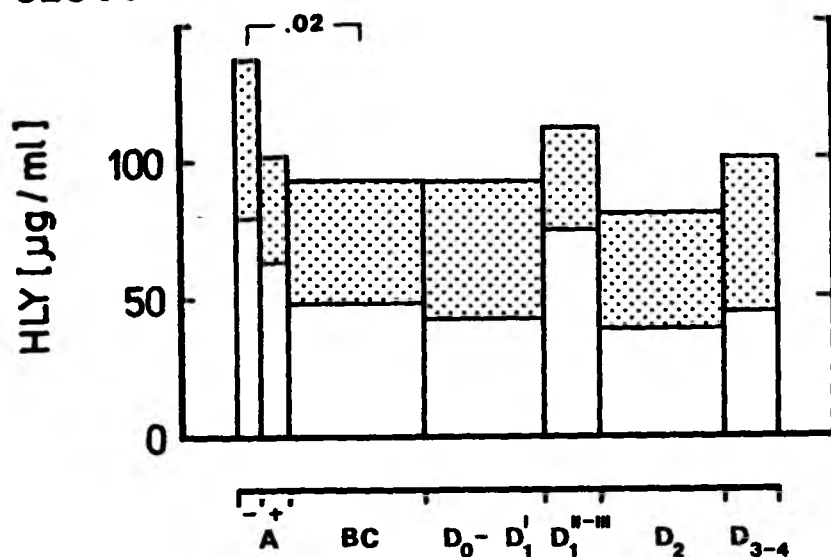


Abb.IV.7 Der Gehalt an Lipiden in der Hämolymphe im Bezug zum Häutungszyklus bei frisch gefangenen Tieren aus der Admiralty Bay (E. superba). Das gerasterte Feld der Blockdiagramme wird nach oben und unten durch das 95%- Vertrauensintervall des Mittelwertes begrenzt; n:7-19; Die Klammern bezeichnen signifikant unterschiedliche Wertepaare; n.s.: nicht signifikant.

Abb.IV.8 Der Gehalt an Glycogen in der Hämolymphe bei E. superba, vergl. Abb.IV 7. n: 6-12.

## GLUCOSE



## GLUCOSAMINE

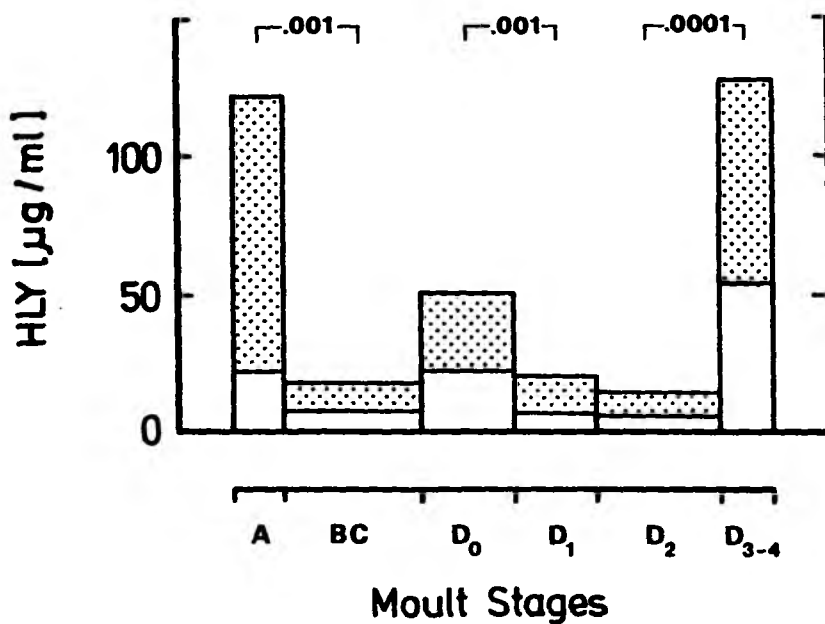


Abb.IV.9 Der Gehalt an Glucose der Hämolymphe im Bezug zum Häutungszyklus bei frisch gefangenen Tieren aus der Admiralty Bay (*E. superba*). Das gerasterte Feld der Blockdiagramme wird nach oben und unten durch das 95%- Vertrauensintervall des Mittelwertes begrenzt; n:6-12; Die Klammern bezeichnen signifikant unterschiedliche Wertepaare.

Abb.IV.10 Der Gehalt an N-Acetylglucosamin in der Hämolymphe bei *E. superba*, vergl. Abb.IV 9. n: 9-16

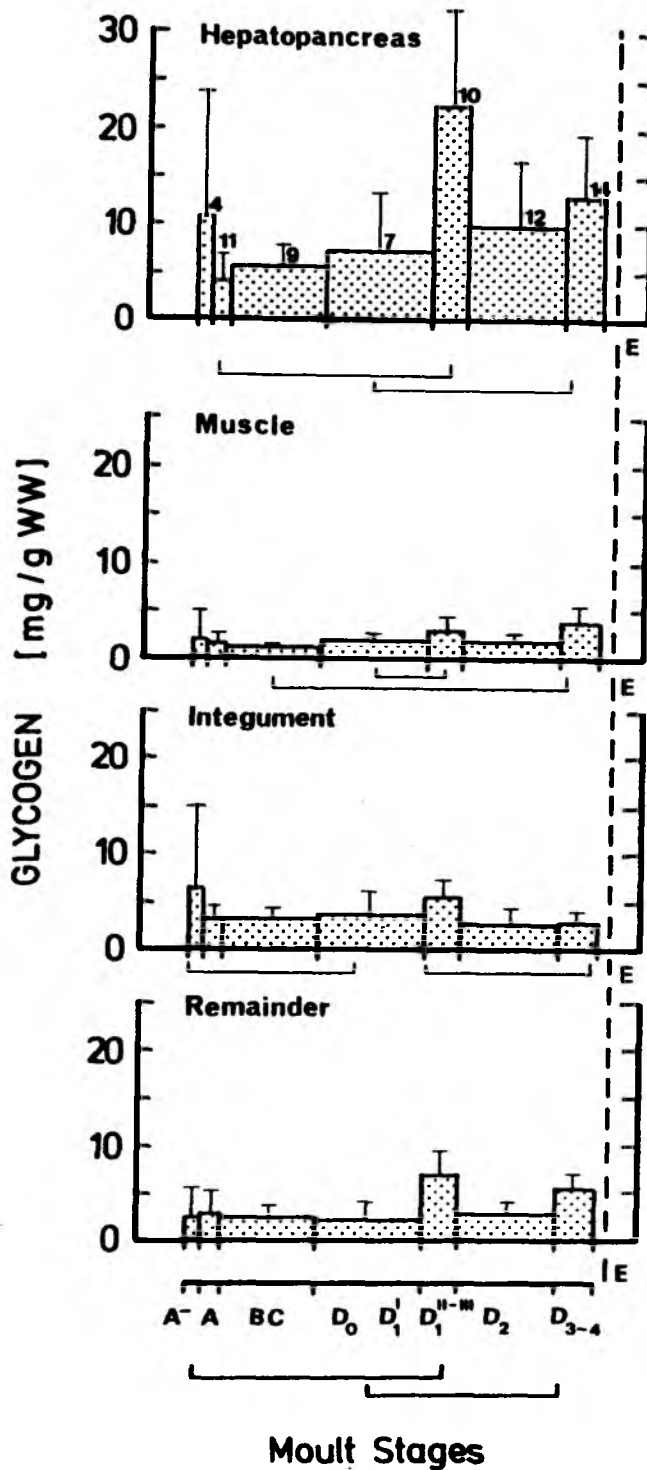


Abb.IV.11 Der Gehalt an Glycogen im Hepatopankreas, Abdominalmuskel, in der Kutikula und im Restkörper im Bezug zum Häutungszyklus bei frisch gefangenen Tieren aus der Admiralty Bay (*E. superba*). Mittelwerte und 95%-Vertrauensbereich sind aufgetragen (einseitig); n: 4-14, s. auch oberstes Diagramm. E: Ecdysis, WW: wet weight = Naßgewicht.

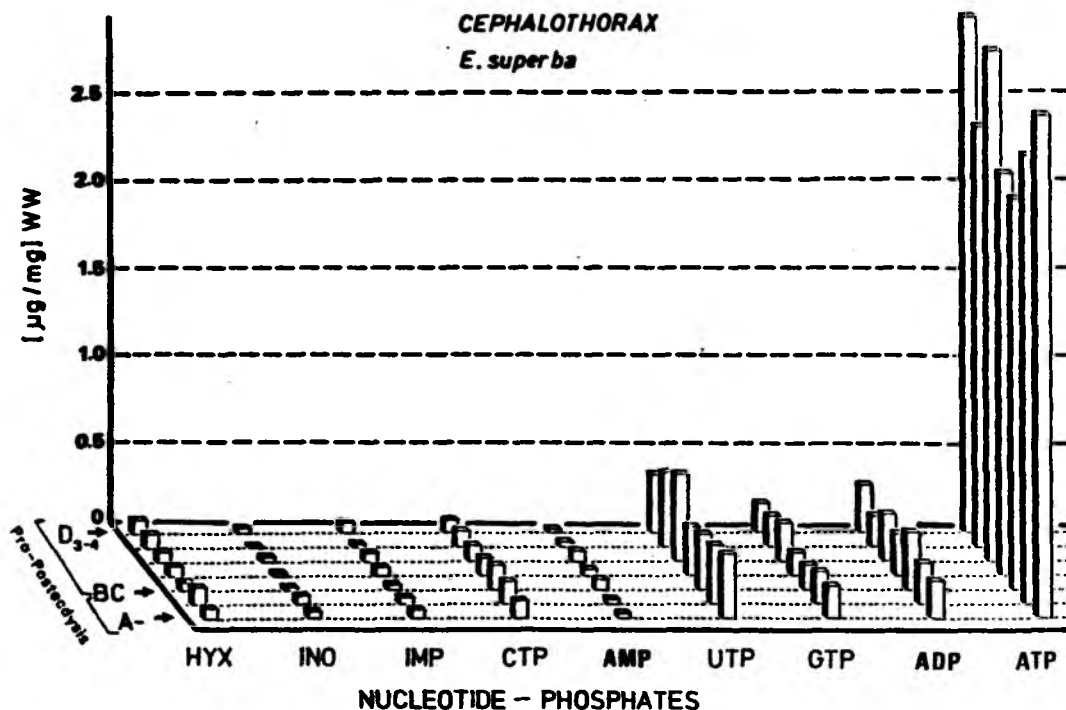


Abb.IV.12 Der Gehalt des Cephalothorax-Extraktes an Nukleotidphosphaten und ihren Abbauprodukten im Verlauf des Häutungszyklus. Die Tiere der "Polarstern"-Untersuchung waren schnell bei  $-180^{\circ}\text{C}$  konserviert worden (*E. superba*). n: 6 pro Häutungsstadium.  
 HYX: Hypoxanthin; INO: Inosin; IMP: Inosinmonophosphat;  
 CTP: Cytidintriphosphat; AMP: Adenosinmonophosphat;  
 UTP: Uridintriphosphat; GTP: Guanosintriphosphat;  
 ADP: Adenosindiphosphat; ATP: Adosintriphosphat



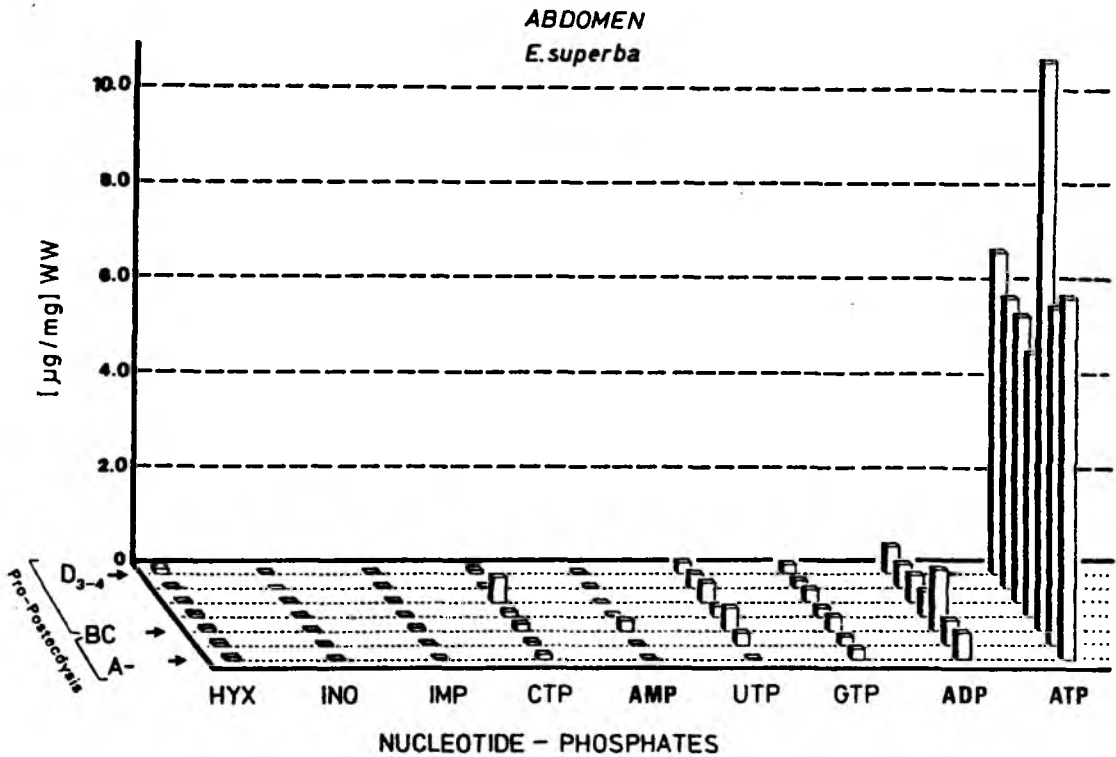


Abb.IV.13 Der Gehalt des Abdomen-Extraktes an Nukleotidphosphaten und ihren Abbauprodukten im Verlauf des Häutungszyklus. Die Tiere der "Polarstern"-Untersuchung waren schnell bei -180 °C konserviert worden (*E. superba*). n: 6 pro Häutungsstadium.  
 HYX: Hypoxanthin; INO: Inosin; IMP: Inosinmonophosphat;  
 CTP: Cytidintriphosphat; AMP: Adenosinmonophosphat;  
 UTP: Uridintriphosphat; GTP: Guanosintriphosphat;  
 ADP: Adenosindiphosphat; ATP: Adosintriphosphat

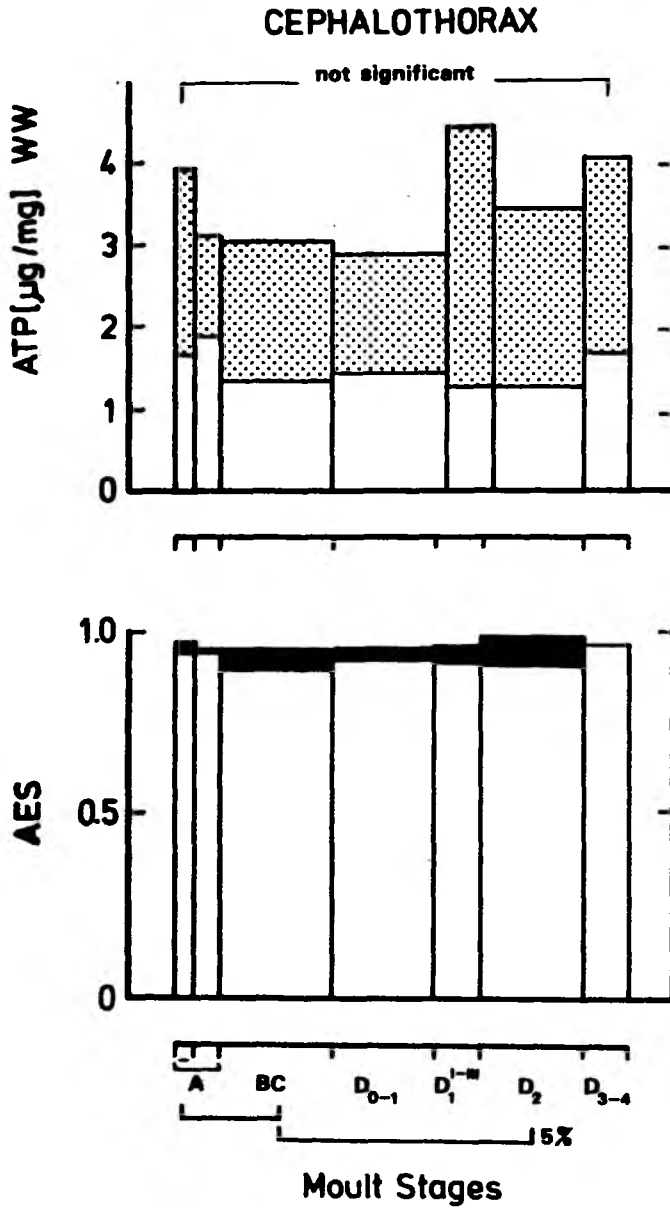


Abb.IV.15 ATP-Gehalt und Energiesättigung (AES) im Verlauf des Häutungszyklus im Extrakt des Abdomens (*E. superba*).  
 n: jeweils 6. Die Klammern bezeichnen signifikant unterschiedliche Wertepaare. "CTX-level" bezeichnet den Durchschnittswert des ATP-Gehaltes im Cephalothorax (vergl. Abb.IV.14).  
 Die gerasterten und die schwarzen Felder der Blockdiagramme geben den 95%-Vertrauensbereich an.

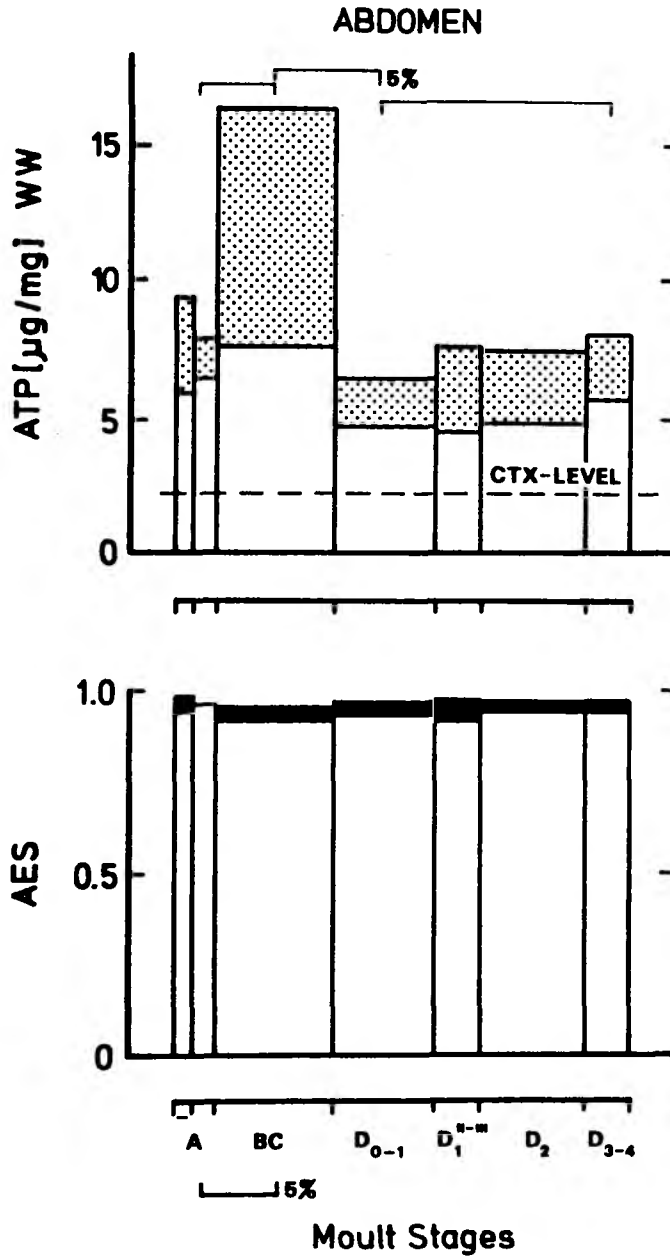


Abb. IV.14 ATP-Gehalt und Energiesättigung (AES) im Verlauf des Häutungszyklus im Extrakt des Cephalothorax (*E. superba*). n: jeweils 6. Die Klammern im unteren Diagramm bezeichnen signifikant unterschiedliche Wertepaare. Die gerasterten und die schwarzen Felder der Blockdiagramme geben den 95%-Vertrauensbereich an.

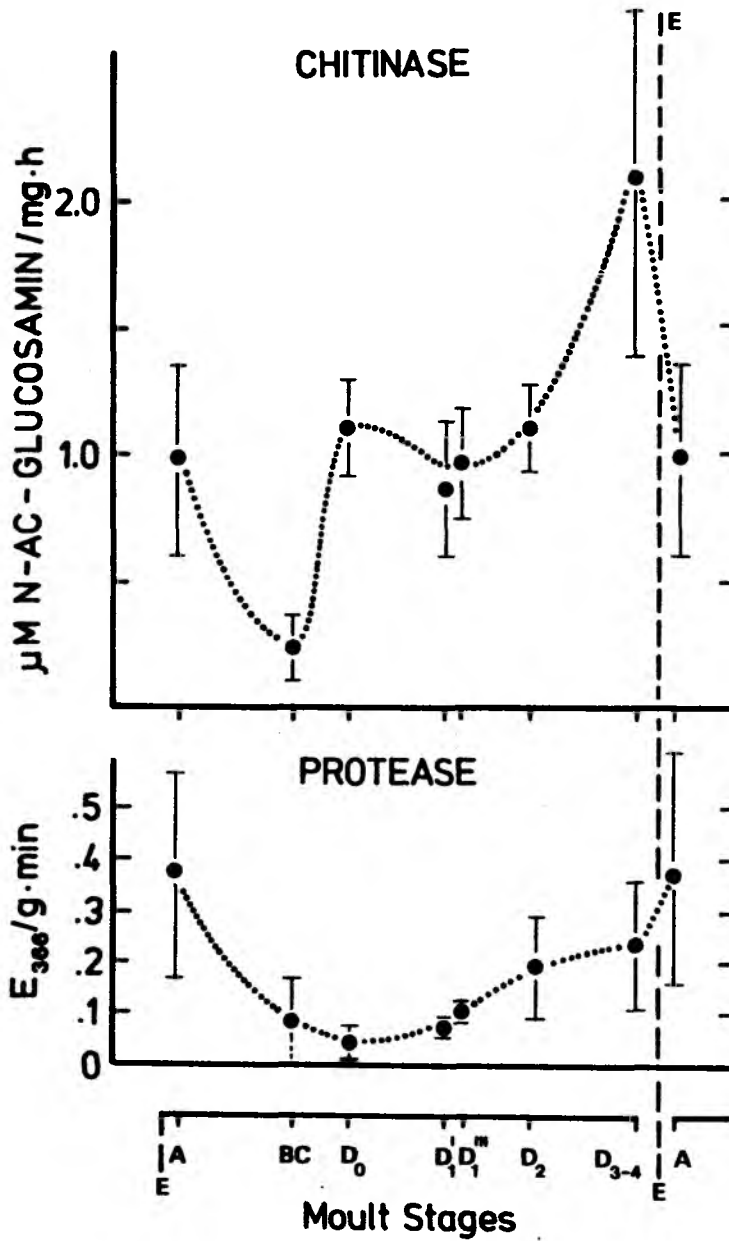


Abb.IV.16 Die spezifische Aktivität der Chitinase und der Protease im Integument von *E. superba* im Verlauf des Häutungszyklus. Mittelwerte und 95%-Vertrauensbereich sind aufgetragen; n: 6-9 (Chitinase); n: 4-7 (Protease)

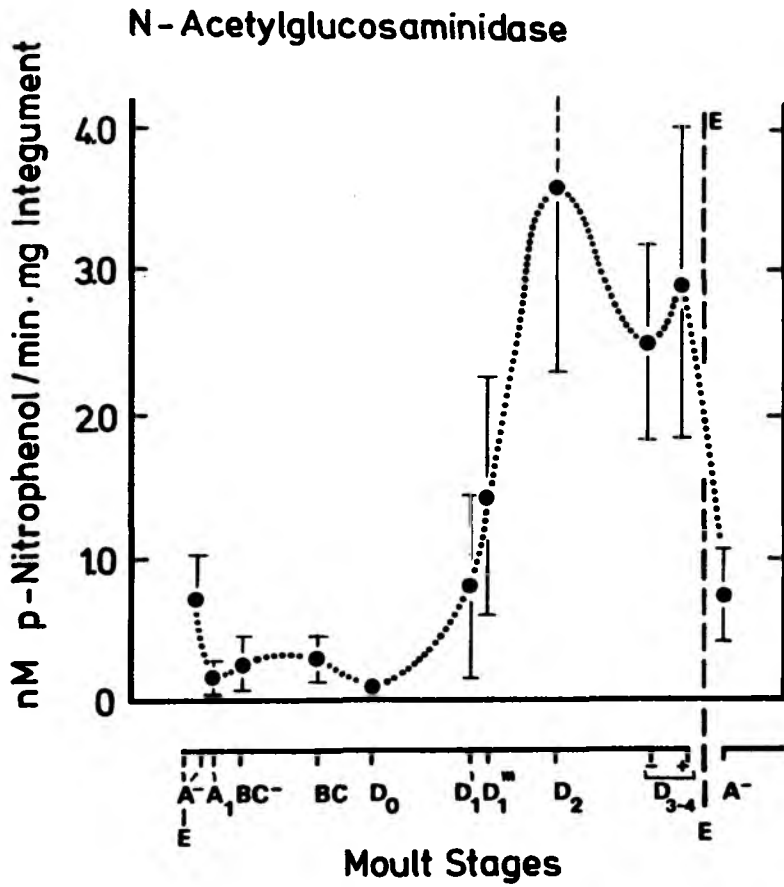


Abb.IV.17 Die spezifische Aktivität der N-Acetyl-Glucosaminidase im Integument von *E. superba* im Verlauf des Häutungszyklus. Mittelwerte und 95%-Vertrauensbereich sind aufgetragen; n: 5-11.

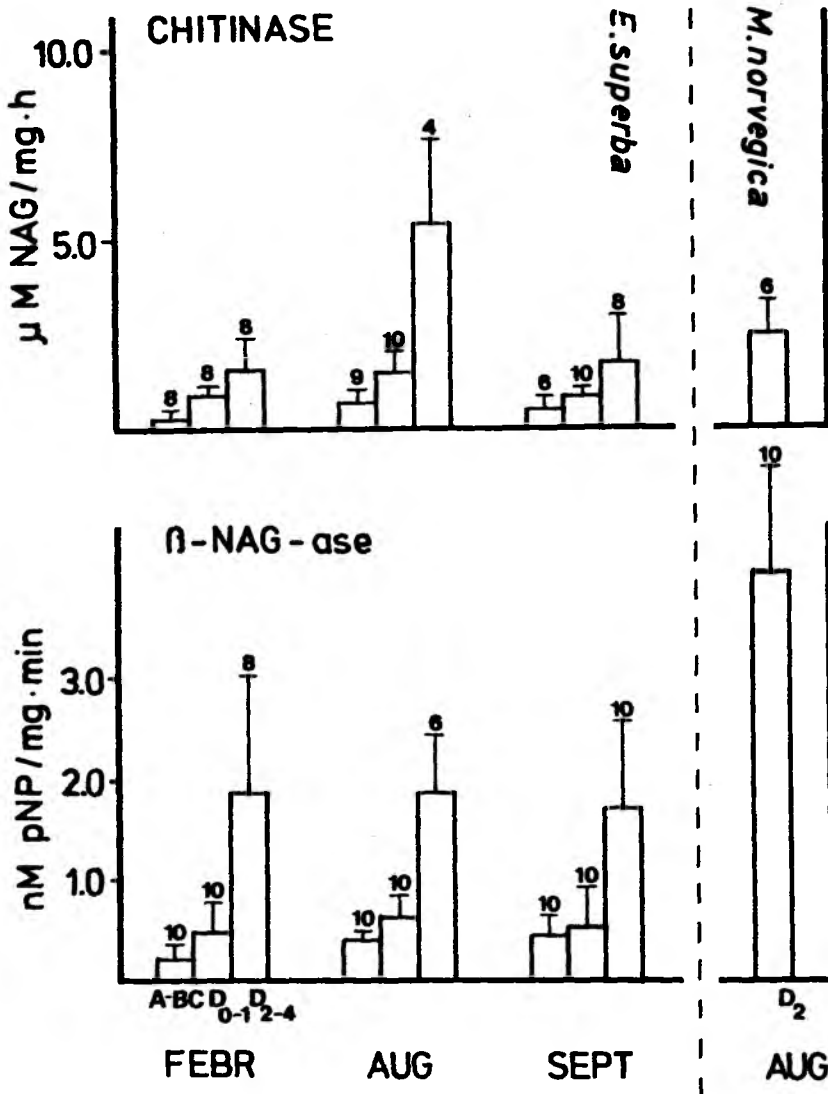


Abb.IV.18 Die spezifische Aktivität der Chitinase und der N-Acetyl-Glucosaminidase im Integument in den Haupthäutungsphasen zu verschiedenen Jahreszeiten bei *E. superba*. (Postecdysis: A-BC, frühe Proecdysis: D<sub>0-1</sub>, späte Proecdysis: D<sub>2-4</sub>; Südwinter: August u. September, Südsommer: Februar). Zum Vergleich sind entsprechende Sommerwerte (August) von *M. norvegica* mit aufgetragen. (Jeweils Mittelwerte und 95%-Vertrauensbereich; n ist über den Abweichungsbalken angegeben)

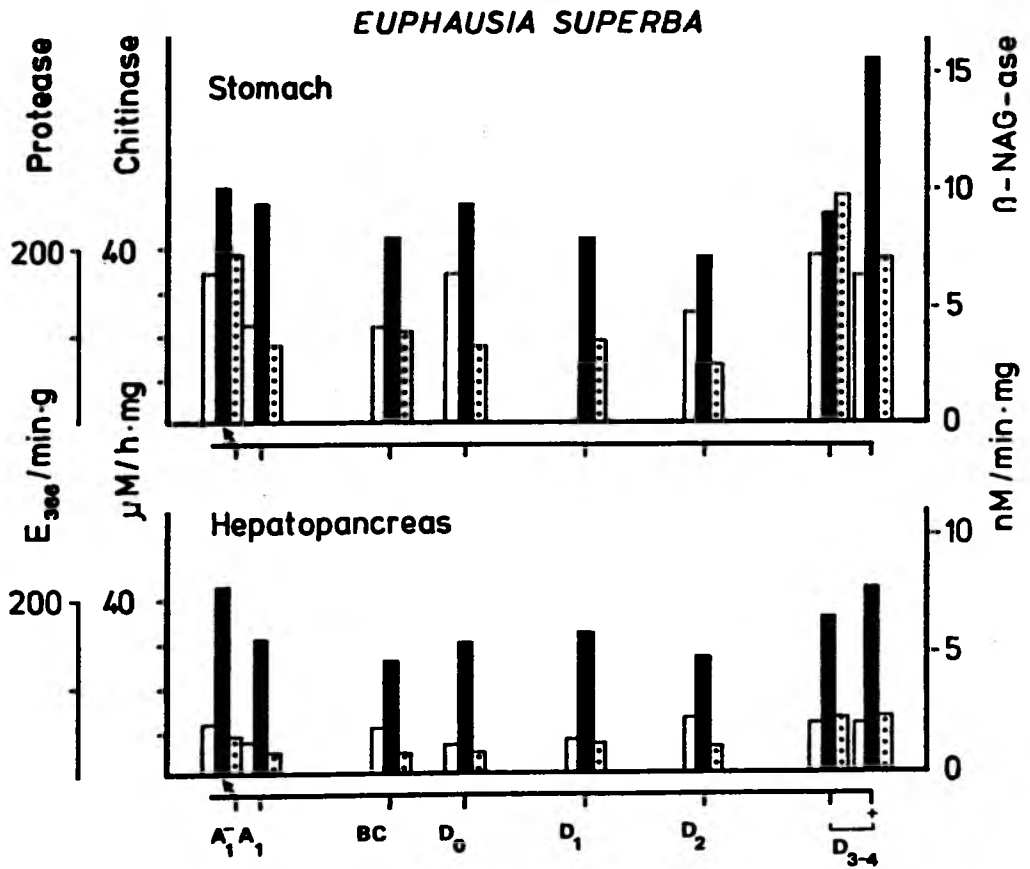


Abb.IV.19 Die spezifische Aktivität der Chitinase, N-Acetyl-Glucosaminidase und Protease im Verdauungstrakt im Verlauf des Häutungszyklus bei *E. superba*.  
Kennzeichnung der Säulen: weiß: Chitinase; schwarz: β-NAG-ase; gerastert: Protease; n: 2-6.

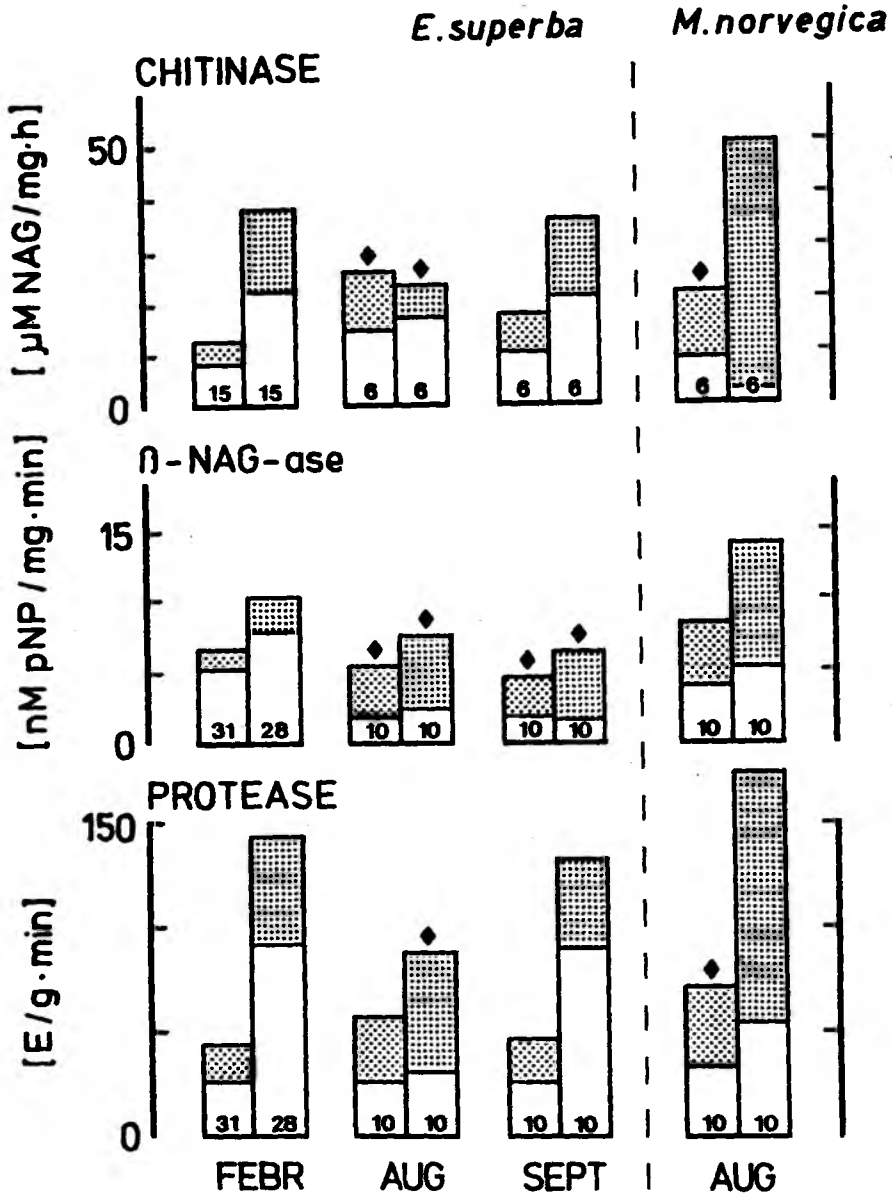


Abb.IV.20 Die spezifische Aktivität der Chitinase, N-Acetylglucosaminidase und Protease im Verdauungstrakt zu verschiedenen Jahreszeiten bei *E. superba* und *M. norvegica*. Südwinter: August und September, Südsommer: Februar. Zum Vergleich sind entsprechende Sommerwerte (August) von *M. norvegica* mit aufgetragen. Die jeweils linke Säule stellt die Hepatopankreaswerte dar, die rechte die Werte im Magen. Das gerasterte Feld der Blockdiagramme wird nach oben und unten durch das 95%-Vertrauensintervall des Mittelwertes begrenzt. Die Rauten bezeichnen signifikante Unterschiede jeweils im Vergleich zu den Februarwerten von *E. superba* (t-Test,  $p \leq 0.05$ ). n ist an der Basis der Balken angegeben.



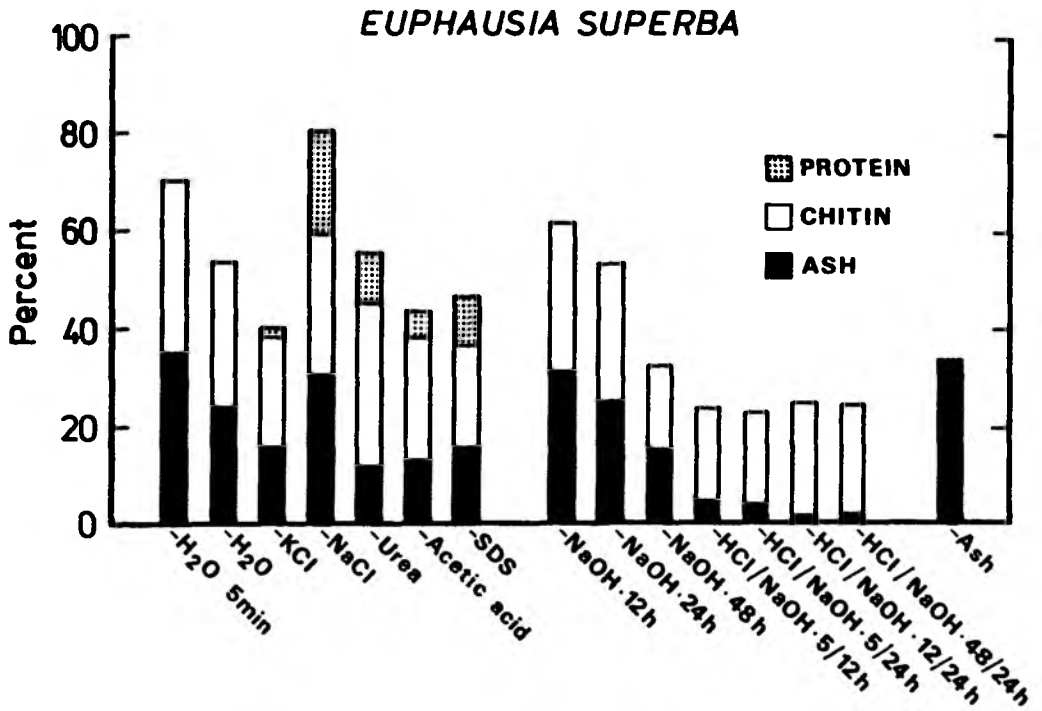


Abb.IV.21 Rückstandsanalyse der Kutikula nach Einwirkung verschiedener Lösungsmittel und nach Veraschung bei *E. superba*. Die Anteile sind in Prozent des Ausgangsgewichts (Trockengewicht) dargestellt. Acetic Acid: Essigsäure; SDS: Natriumdodecylsulfat; Urea: Harnstoff; Lösungsmittelkonzentrationen s. Text

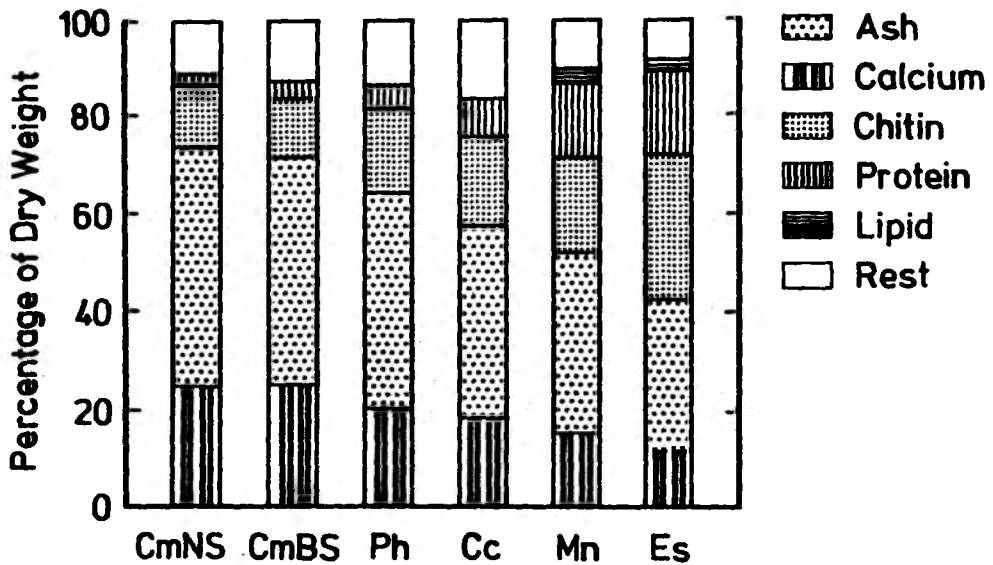


Abb.IV.22 Die Zusammensetzung der Kutikula verschiedener Crustaceen (nach Ballschmieter 1987).

CmNS: Carcinus maenas Nordsee

Ph: Portunus holsatus

Mn: M. norvegica

CmBS: C. maenas Ostsee

Cc: Crangon crangon

Es: E. superba

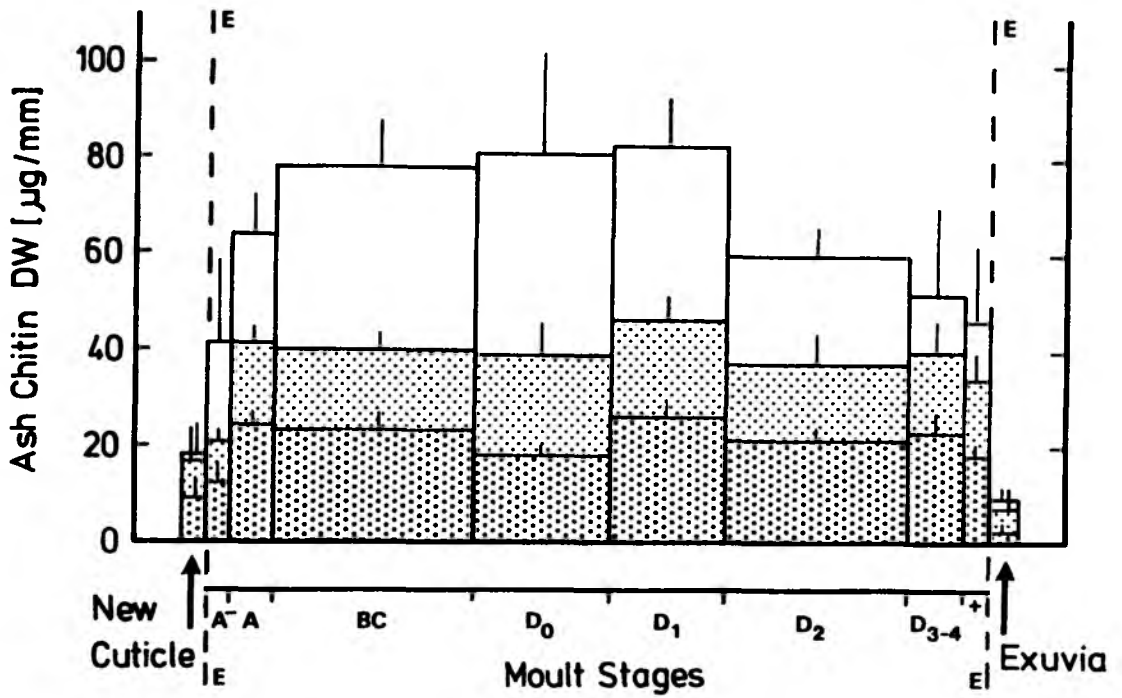


Abb. IV.23 Die Hauptkomponenten der Krillkutikula im Häutungszyklus (*E. superba*). Die gesamte Säule gibt jeweils das Trockengewicht wieder; davon ist stark gerastert der Mineralanteil, schwach gerastert der Chitinanteil und der weiße Bereich entspricht dem "Rest" oder "Protein" (s. Text). Die senkrechten Striche stellen den jeweiligen 95%-Vertrauensbereich (einseitig) dar. New Cuticle: Vor der Ecdysis (E) angelegte neue Kutikula; Exuvium: Exuvie

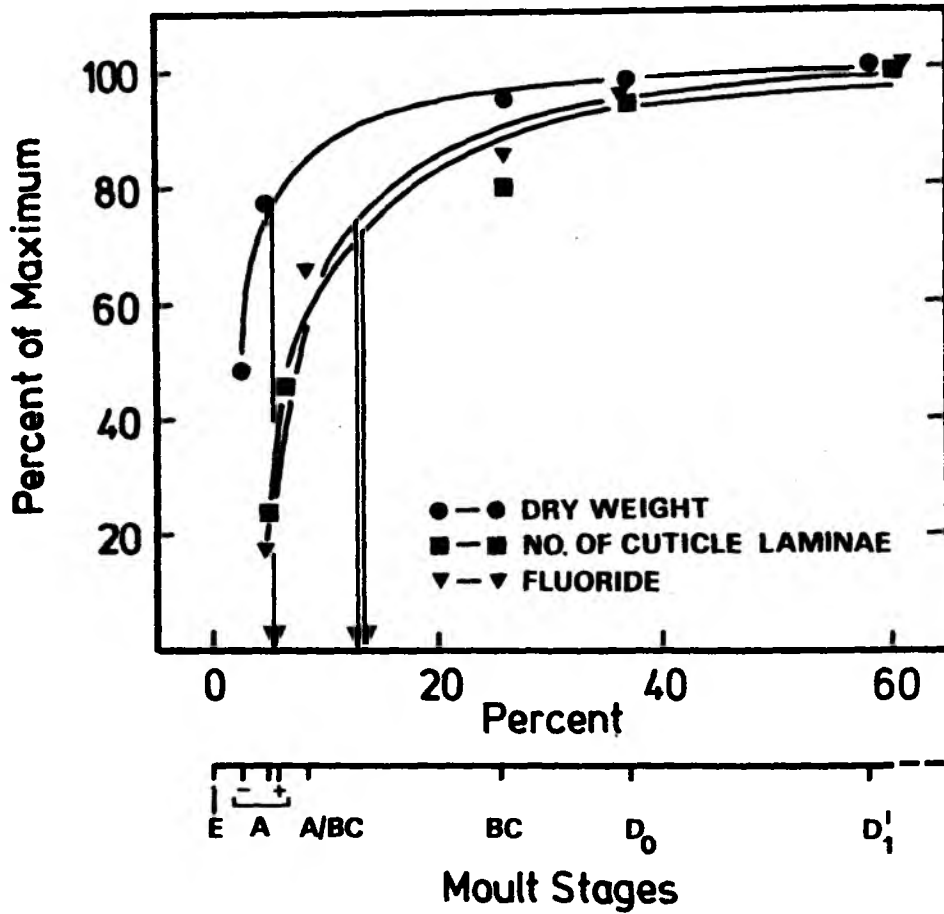


Abb.IV.24 Die Zunahme des Trockengewichts, der Zahl der kutikulären Laminae und des Fluoridgehaltes nach der Ecdysis bei *E. superba*. Die durch die Meßpunkte gelegten Kurven gehorchen jeweils der Funktion  $y = a + b/x$ . Dabei ist  $y$ : Prozent des Maximalwertes,  $x$ : Prozent des durchlaufenen Häutungszyklus. Die senkrechten Pfeile bezeichnen den Wert von 75% des erreichbaren Maximums. Fluorid-Werte aus Adelung et al. (1987).

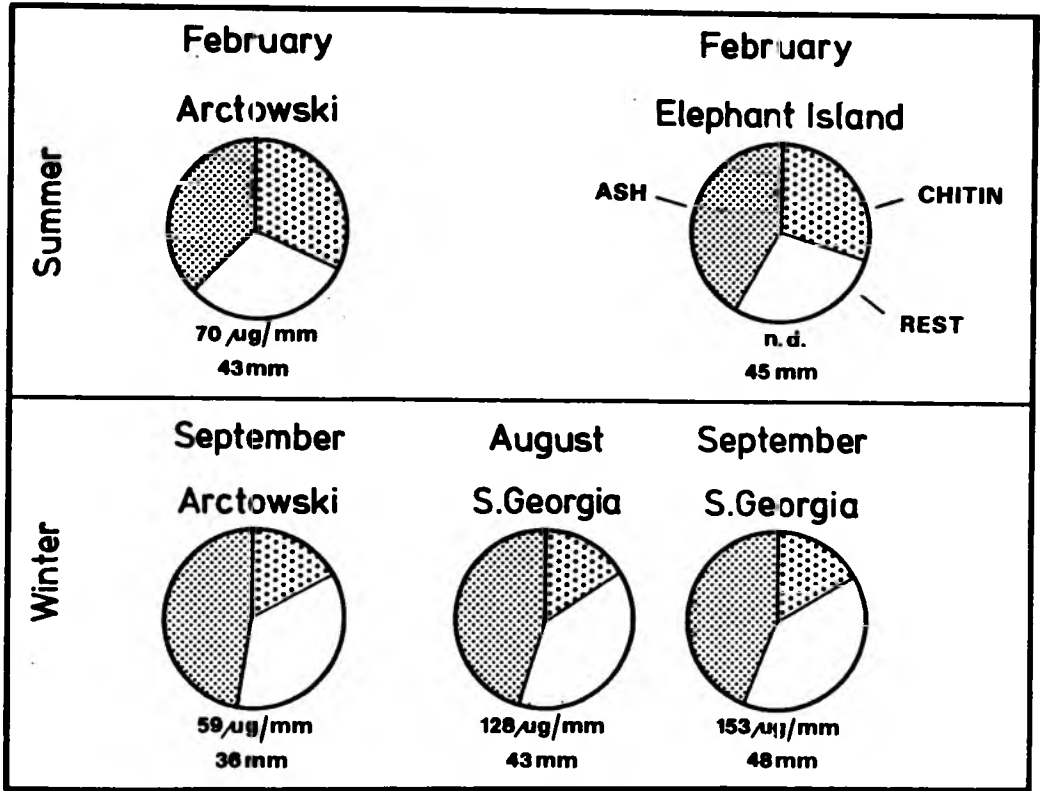


Abb.IV.25 Die Hauptkomponenten der Krillkutikula zu verschiedenen Jahreszeiten (*E. superba*). Stark gerastert ist der Chitinanteil, weiß ist "Protein" (s. Text), schwach gerastert ist der Mineralanteil. Über den jeweiligen Kreisdiagrammen steht der Monat des Fangs und der Fangort. Unter den Diagrammen ist jeweils das Kutikelgewicht pro mm Länge der Tiere und die durchschnittliche Tierlänge angegeben.

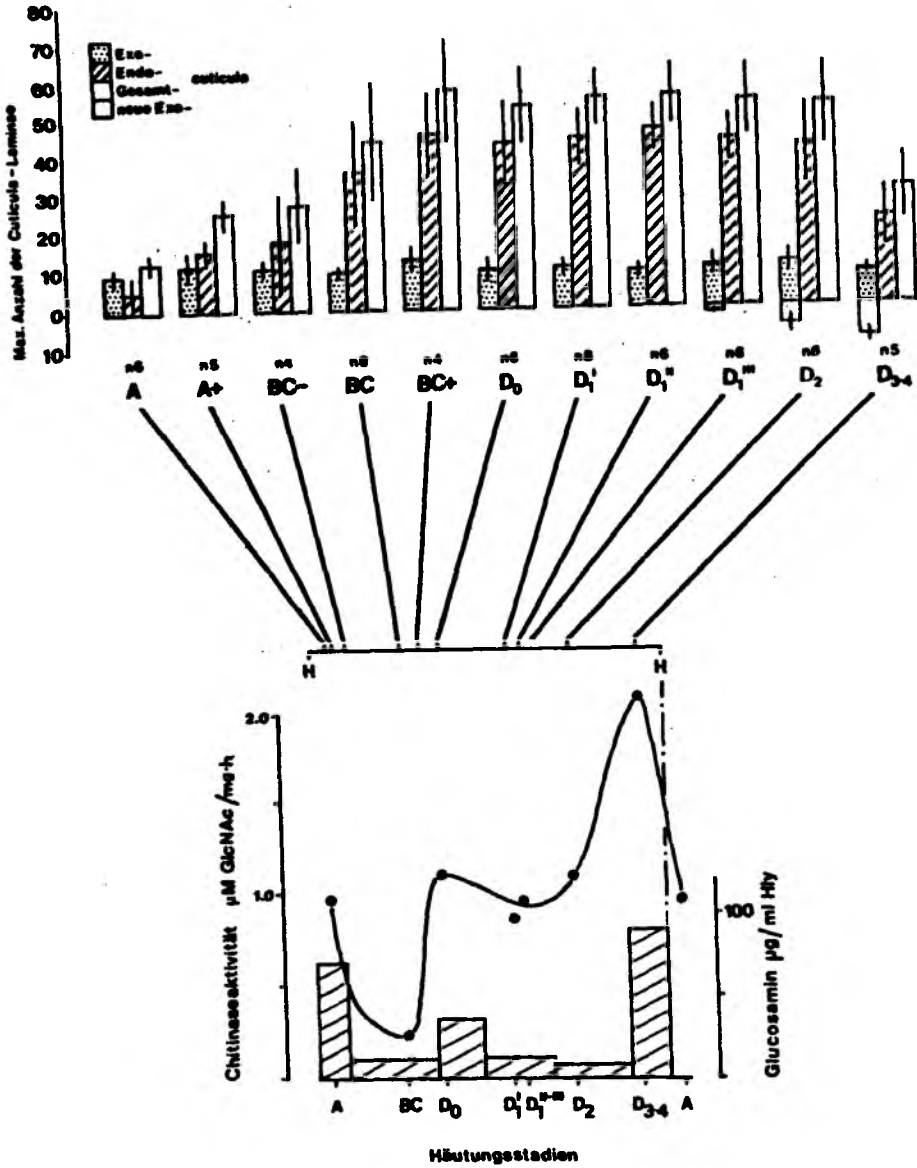


Abb.IV.26 Übersichtsdiagramm der Vorgänge in der Krillkutikula (*E. superba*).

Oben: Zahl der kutikulären Laminae (vergl. Abb. I.5).

Mitte: Zeitskala des Häutungszyklus

Unten: Chitinaseaktivität (Kurvendiagr. vergl. Abb.IV.19) und Gehalt der Hämolymphe an Acetyl-Glucosamin (Blockdiagr., vergl. Abb. IV.10)

## DISKUSSION

### Nahrungsaufnahme und Gewebewachstum

Die Nahrungsaufnahme verläuft im Häutungszyklus bei den meisten Crustaceen folgendermaßen: Während des Zwischenhäutungsintervalls wird gleichmäßig Nahrung aufgenommen. Vor der Häutung fressen die Krebse nicht mehr, da die Tiere allgemein ihre Aktivität stark reduzieren. Entsprechend leert sich der Verdauungstrakt. Nahrung kann nach der Häutung erst dann wieder aufgenommen werden, wenn die Mundwerkzeuge erhärtet sind. Der Zeitraum geringer Nahrungsaufnahme kann mehrere Tage dauern (Passano 1960, Adelung 1971, Bliss 1983, Hartnoll 1982).

Grundsätzlich spiegelt der Verlauf der Kurven in Abb. IV.1 das geschilderte Verhalten der meisten Crustaceen wider. Der wesentliche Unterschied liegt darin, daß der Verdauungstrakt des Krills im Bereich der Ecdysis maximal nur ca. 20h leer ist. Häufig konnte ich im Verlauf der Aquarienexperimente auch beobachten, daß im Magen der abgestreiften Exuvie sogar noch Phytoplanktonreste sichtbar waren (s. auch Ikeda 1986). Dieses und die starke Abnahme des Phaeopigmentgehalts vor der Häutung bestätigen, daß Krill bis unmittelbar vor der Ecdysis noch frißt. Auch der schnelle Wiederbeginn der Freßaktivität ist ungewöhnlich.

Allerdings dauert die Zeitspanne verminderter Nahrungsaufnahme im Aquarium mit 19 % des Häutungszyklus gegenüber 7 % im Freiland mehr als doppelt so lange. Es könnte argumentiert werden, daß die Magenfüllung und der Phaeopigmentgehalt nur schlecht korrelierten. Morris et al. (1986) finden jedoch eine gute Übereinstimmung dieser Parameter.

Zudem haben die Aquarienbeobachtungen gezeigt, daß selbst in unmittelbarer Häutungsnähe noch Tiere mit gefülltem Magen vorkommen (vergl. Abb. IV.2). Es ist aber anzunehmen, daß die Aquariensituatioun als solche das Verhalten modifiziert. Wie oben (Teil II) bereits ausführlich besprochen, sind Aquarieneffekte bei Krill zahlreich.

Hilfreich in diesem Zusammenhang ist wieder ein Vergleich mit

dem Verhalten anderer Crustaceen: Die ausführlichen Untersuchungen von Adelung (1971) an juvenilen C. maenas haben gezeigt, daß diese Krebse während 13% des Zyklus gar keine Nahrung aufnehmen und die häutungsgekoppelte Phase verringerter Freßaktivität 38% beträgt, also doppelt so lange dauert wie bei E. superba im Aquarium. Der Freilandwert des Krills von 7% ist im Vergleich zu all diesen Werten außerordentlich gering.

Angeichts der hohen Beweglichkeit, die dem Krill im Gegensatz zu anderen Krebsen noch in direkter Nähe zur Ecdysis zu eigen ist (s. Teil I), erscheint die sehr kurze Freßpause als ein wichtiger Weg, selbst während der unmittelbaren Häutungs Vorgänge soviel Energie wie möglich zu gewinnen. Auch hierin kann wieder eine Anpassung an die pelagische Lebensweise dieses Krebses gesehen werden.

In einer anderen Schwarmuntersuchung stellt Morris (1985) fest, daß ein leerer Verdauungstrakt stets mit unmittelbarer Häutungsaktivität korreliert. Der Autor schlägt vor, die Kategorie "Verdauungstrakt leer" mit dem Häutungsstadium "Moult" gleichzusetzen. Die hier vorgestellten Ergebnisse stehen dazu nicht im Widerspruch. Allerdings schreibt Morris (loc. cit.) daß die Nahrungsaufnahme nach der Häutung dazu diene, die Kutikulahärtung zu ermöglichen. Der schnellste Aufbau der Kutikula findet jedoch innerhalb der ersten 24h nach der Ecdysis statt (s. Teil I und Buchholz und Buchholz in Vorber.), so daß angenommen werden kann, daß das Material dazu eher aus den internen Depots und nicht aus der Nahrung stammt (s. auch Teil III und Adelung et al 1987).

Interessant ist das Minimum in der Nahrungsaufnahme im Stadium D<sub>2</sub> bei den graviden Weibchen. In diesem Stadium laicht Krill. Möglicherweise steht der Laichvorgang in Konkurrenz zur Nahrungsaufnahme.

Das Gewebewachstum aus dem Verhältnis Trockengewicht zu Naßgewicht läßt auf Phasen im Häutungszyklus schließen, in denen sich der Wassergehalt ändert oder Gewebewachstum auftritt (Passano 1960). Die Krilldaten (Abb. IV.3) zeigen auch hier den typischen Verlauf der Zykluskurve eines Krebses (Zusammenfassung in Adelung



1971): Zu Beginn und Ende des Zyklus ist das Naßgewicht höher, da der Krebs vor der Häutung Wasser aufnimmt, um den alten Panzer an präformierten Stellen, den Häutungsnahten, zu sprengen. Während der Ecdysis schwillt das Tier durch diese Wasseraufnahme weiter an und dehnt so die neue, noch weiche Kutikula. Auf diese Weise wird der eigentliche Häutungszuwachs erreicht. Das aufgenommene Wasser wird sodann schnell wieder resorbiert und im Verlauf des Zyklus durch wachsendes Gewebe ersetzt. Diese Gewebezunahme, einschließlich gespeicherter Reservesubstanzen, ist dem eigentlichen "internen" Wachstum äquivalent.

Zunächst sei der relative Unterschied der drei Krillgruppen der Freilanduntersuchung in dieser Hinsicht diskutiert: die graviden Weibchen zeigen das höchste Trockengewicht auf Grund eines hohen Anteils an Lipiden, der in den Eiern fixiert ist (s. auch Bachler 1984). Der gleiche Effekt ist bei der Gruppe "Andere" zu vermuten, die ja die reifenden Weibchen mit einschließt. Der relativ geringere Lipidgehalt der adulten Männchen ist entsprechend für das geringere Trockengewicht verantwortlich, das diese Tiere im Vergleich zu den Weibchen zeigen.

Vergleicht man die absoluten Veränderungen im Häutungszyklus des Krills mit den entsprechenden Verhältnissen bei anderen Krebsen, so ergibt sich, daß die Zu- und Abnahmen des Trockengewichts bei E. superba sehr viel geringer ausfallen. Die Wasseraufnahme vor der Ecdysis macht sich bei Carcinus maenas durch eine TG/NG-Verschiebung von -16% bemerkbar. Die Wasserabgabe nach der Ecdysis verschiebt den Wert um +12%. In der Phase des Gewebewachstums zwischen den Stadien C<sub>4</sub> und D<sub>2</sub> findet man eine Steigerung von +6% (Daten aus Spindler-Barth 1976). Der Krill der Freilanduntersuchung zeigt dagegen maximale Veränderungen von -3% bzw. +2% vor und nach der Ecdysis und von +1% zwischen den Stadien des hauptsächlichsten Gewebewachstums A<sub>+</sub> bis D<sub>2</sub>.

Bei der "Polarstern"-Untersuchung liegen die entsprechenden Veränderungen etwas höher (vergl. Tab.IV.2) als bei der ersten Studie, aber noch deutlich unter den Werten des dekapoden Krebses. Der Unterschied zwischen den beiden Krillgruppen ist durch regionale Unterschiede erklärbar (s. auch Teil II). Wichtig ist, daß durch zusätzliche Bestimmung des Asche- und Kalziumanteils an

Trockengewicht deutlich wird, daß der Zuwachs zwischen den Stadien BC und D<sub>2</sub> tatsächlich allein dem Gewebewachstum zuzurechnen ist (vergl. Abb. IV.4).

Die erhebliche Diskrepanz zwischen der Entwicklung des TG/NG-Verhältnisses des Krills und des dekapoden Krebses läßt zwei Interpretationen zu: Einerseits liegt diese sehr wahrscheinlich zum Teil in der unterschiedlichen Häutungsintervalldauer begründet. Das mittlere Häutungsintervall des Krills liegt hier bei ca. 8-14d (s.o.) bei geringer TG-Zunahme. C. maenas häutet sich unter den Bedingungen der angegebenen Untersuchung in zwei- bis drei Wochenabständen (Adelung 1971, Spindler, pers. Mtlg.) und zeigt wesentlich ausgeprägteres Gewebewachstum. Cancer pagurus, dessen Häutungsfrequenz im Bereich von Monaten liegt, weist ein noch größeres Gewebewachstum auf (Renaud 1949). Häutungsfrequenz und Gewebewachstum scheinen sich also umgekehrt proportional zu verhalten.

Andererseits kann dem geringen TG-Zuwachs des Krills eine andere Wachstumsstrategie zu Grunde liegen: Wie oben dargelegt, liegen die Häutungsfrequenzen des untersuchten Schwarmkrills im Vergleich zu anderen Studien am höchsten, erklärbar durch hohen Nahrungsdurchsatz. Trotzdem ist der Gewebezuwachs, der aus Abb. IV.3 hervorgeht, gering. Möglich ist, daß die aufgenommene Nahrungsenergie nicht in Gewichtswachstum, sondern in Längenwachstum umgesetzt wird. Aufschluß, ob diese Hypothese richtig ist, können Längen/Gewichtsbeziehungen geben, die der folgenden Gleichung gehorchen:

$$W = a * L^b$$

Vereinfacht nimmt das Gewicht mit der dritten Potenz zur Länge zu. Folglich setzt ein Exponent b von 3 ein gleichmäßiges Längen- und Gewichtswachstum voraus. Ist der Exponent größer, so ist das Gewichtswachstum stärker als das Längenwachstum und umgekehrt. Die Daten für die drei Geschlechtsgruppen lauten entsprechend folgendermaßen:

Tab.IV.10 Exponent b der Längengewichtsbeziehungen für die drei Krillgruppen der Freilanduntersuchung

---

| Klasse           | Tr.Gew. | Naß.Gew. |
|------------------|---------|----------|
| -----            | -----   | -----    |
| Adulte Männchen  | 2.788   | 2.813    |
| Gravide Weibchen | 3.033   | 2.974    |
| "Andere"         | 3.159   | 2.929    |
| -----            | -----   | -----    |

---

Tatsächlich liegt der Exponent unter oder knapp über drei. Vergleicht man mit anderen Zusammenfassungen solcher Daten, so sind die vorliegenden Werte sehr niedrig. Das wird besonders deutlich, wenn noch weiter in Reifestadien aufgeschlüsselt wird (Morris et al. 1987 in Vorber.). In der Literaturübersicht von Siegel (1986) liegen die Werte für den Exponenten zwischen 3.08 und 3.80, also insgesamt höher.

Diese Angaben unterstützen die Hypothese, daß unter den guten Nahrungsbedingungen, wie sie während der Schwarmstudie herrschten, ein Großteil der Energie bevorzugt in das Längenwachstum gesteckt wird. Es scheint danach vorteilhaft für den Krill zu sein, im Sommer möglichst schnell an Körperlänge, d.h. auch an -volumen, zuzunehmen.

Auffällig sind auch die relativ geringen Veränderungen im Wasserhaushalt. Das Ein- und Auspumpen von Wasser im Zeitraum der Ecdysis ist mit energieintensiven Umsteuerungen des Ionenhaushalts verbunden (Adelung 1971). Energetisch ist es daher sicherlich besonders günstig, wenn die Veränderungen des Wassergehalts so

gering wie möglich bleiben. Auf diese Weise kann die Energie zum Erhalt der Schwimmfähigkeit während der Ecdysis eingesetzt werden. Diese Aussage deckt sich auch mit der beobachteten hohen Beweglichkeit zum Zeitpunkt der eigentlichen Häutung (s. Teil I).

Andererseits bedeutet geringerer Wassereinstrom während der Ecdysis auch geringere Größenzunahme. Dieser Befund korreliert mit dem geringen Längenzuwachs des Krills im Vergleich zu anderen Krebsen (s. Teil I).

### Intersegmentales Wachstum

Wie in den Ergebnissen dargestellt, läßt das Verhältnis Tierlänge zur Carapaxlänge Aufschluß über ein mögliches Streckungswachstum während des Zwischenhäutungsintervalls zu. Intersegmentales Wachstum wurde bisher bei Mysidaceen festgestellt und kann einen Zuwachs von 7% ausmachen (Mauchline 1973). Allerdings wurde dieser Zuwachs nur bei Weibchen festgestellt, die Larven im Marsupium trugen und sich daher nicht häuteten. Bestimmte Zeitpunkte im Häutungszyklus wurden anhand des Entwicklungszustandes der Larven ermittelt und sodann die Abdomenlänge in Bezug zur Carapaxlänge gesetzt. Es ist daher nicht geklärt, ob diese Art Wachstum bei Männchen oder unreifen Weibchen ebenfalls auftritt, da bei diesen keine Kriterien zur Einteilung der Häutungsstadien vorlagen.

Auch die Garnele Crangon crangon streckt sich um 3-4% zwischen den Häutungen. Hier wurde unmittelbar die Gesamtlänge juveniler Tiere zu bekannten Zeiten nach einer Ecdysis während eines Laborexperiments gemessen. Der letztere Wert steht einem Häutungszuwachs von 8-9% gegenüber. Das Zwischenhäutungswachstum erreicht bei diesen Tieren also nicht unerhebliche Werte.

Bei E. superba kann auf Grund der vorliegenden Ergebnisse intersegmentales Wachstum ausgeschlossen werden: Nur kurz vor Ende und zu Beginn eines Zyklus ist die Gesamtlänge in Bezug auf die Carapaxlänge größer. Dieser Befund bestätigt, daß im zeitlichen Bereich der Ecdysis Wasser aufgenommen wird (s.o.). Dieser Quellungszustand geht erst kurz nach der Häutung zurück. Ein

gellungsbedingter Zuwachs vor der Ecdysis wird also zum Teil nach der Häutung wieder kompensiert. Bei graviden Weibchen sind zwar auch Längenveränderungen kurz vor und nach der Häutung erkennbar, diese verlaufen aber nicht einheitlich. Wahrscheinlich ist der Grund dafür darin zu suchen, daß das Längen/Breitenverhältnis des Carapax ebenfalls verändert wird, da die große Zahl der reifen Eier den Rückenschild "auftreiben" (Makarov & Denys 1982).

Als wichtiges Ergebnis dieser einfachen, morphometrischen Untersuchung muß festgestellt werden, daß auf Grund der Längenveränderungen während der unmittelbaren Ecdysis Tiere in späten und frühen Häutungsstadien nicht für weitergehende morphometrische Analysen verwendet werden sollten. Solche Tiere sind leicht anhand ihres weichen Panzers zu erkennen. Davon abgesehen, kann der Häutungszustand in morphometrischen Analysen vernachlässigt werden, da intersegmentales Wachstum bei E. superba ausgeschlossen werden kann. Diese Aussagen sind für künftige Populationsanalysen von Bedeutung.

#### Die stofflichen Veränderungen in den Organen

Um die Größenordnungen der stofflichen Veränderungen zu erfassen, ist ein Vergleich mit Untersuchungen an der Strandkrabbe C. maenas sinnvoll. Hierzu können die Arbeiten von Adelung (1971) und Spindler-Barth (1976) herangezogen werden. Diese Studien wurden an juvenilen Carcini unter kontrollierten Hälterungsbedingungen bei Ernährung mit einem weitgehend optimierten Futter durchgeführt. Auf diese Weise stand, physiologisch gesehen, ein sehr einheitliches Tiermaterial wie sonst in keiner anderen Untersuchung zur Verfügung.

Da die Hälterungseffekte bei Krill sehr viel ausgeprägter zu sein scheinen, wurde eine biochemische Analyse an Aquarientieren nicht versucht. Statt dessen wurden frisch gefangene Tiere verwendet. Diese entstammten alle aus dem gleichen Gebiet, der Admiralty-Bay, und wurden zur selben Jahreszeit gefangen. Der Ernährungszustand, der aufgrund der Durchsichtigkeit der Tiere

Tab.IV.11 Vergleich des Stoffbestandes im Häutungszyklus von Carcinus maenas und Euphausia superba. Angegeben sind Minima und Maxima im Häutungsintervall, sowie der Faktor (f) der Änderung zwischen den Stadien BC und D<sub>2</sub>.

|          | CARCINUS MAENAS       |                    |                   | EUPHAUSIA SUPERBA    |                     |                   |
|----------|-----------------------|--------------------|-------------------|----------------------|---------------------|-------------------|
|          | HLV                   | HEP                | MSK               | HLV                  | HEP                 | MSK               |
| PROTEIN  | 9-31 mg/ml<br>2.4x    |                    |                   | 19-38 mg/ml<br>1.3x  |                     |                   |
| GLUCOSE  | 50-80 µg/ml<br>1.1x   |                    |                   | 59-108 µg/ml<br>.9x  |                     |                   |
| GLYCOGEN | 160-690 µg/ml<br>2.5x | 17-88 mg/g<br>2.3x | 9-41 mg/g<br>3.8x | 53-123 µg/ml<br>.9x  | 12-64 mg/g<br>1.9x  | 3-11 mg/g<br>1.3x |
| LIPID    | 120-440 µg/ml<br>1.9x | 69-83 mg/g<br>1.2x |                   | 95-127 µg/ml<br>1.3x | 240-300 mg/g<br>.9x |                   |

leicht beurteilt werden kann, war stets gleichbleibend gut. Um weitere Gleichheit der Proben zu sichern, wurde meist Krill ein und desselben Fanges für die jeweiligen Einzelanalysen verwendet. Es kann daher davon ausgegangen werden, daß diese Tiere vergleichbare physiologische Vorbedingungen mit sich brachten. Außerdem wurden nur adoleszente Tiere verwendet, damit die Gonadenreifung den Stoffbestand nicht beeinflussen konnte. Die biochemischen Analysen wurden dadurch erleichtert, daß aufgrund der hohen Häutungsaktivität im Sommer schnell eine große Zahl von Tieren sämtlicher Häutungsstadien gesammelt werden konnten, so daß kein Materialmangel herrschte. Diese Vorbedingungen prädestinieren das Krillmaterial zu einem Vergleich mit Ergebnissen an der Strandkrabbe.

Als Übersicht für den Vergleich dient zunächst Tab. IV.11. Hier sind Minima und Maxima der untersuchten Stoffe in Bezug auf den Häutungszyklus aufgelistet. Darüberhinaus wird als Faktor die Veränderung zwischen den Stadien BC und D<sub>2</sub> angegeben, der wichtigsten Phase des Gewebewachstums.

Bezogen auf Glucose und Protein, ist die Hämolymphe-Konzentration in der Größenordnung bei beiden Krebsarten vergleichbar, während für Glycogen die Werte von C. maenas deutlich höher liegen. Auch die Muskel-Werte betragen das Drei- bis Vierfache, während die Hepatopankreas-Werte ähnlich sind. Zur Interpretation kann angeführt werden, daß aufgrund des hohen Energieverbrauchs durch das Schwimmen Krill weniger Glycogen speichern kann. Die energiereichen Kohlenhydrate werden anscheinend direkt umgesetzt.

Als Speicherstoff spielt Glycogen keine große Rolle, denn nur 2% des Frischgewichtes des ganzen Tieres bestehen aus dieser Substanz. Allerdings betragen Glycogen und Glucose zusammengekommen 3.2%. Clarke (1980) findet nur 0.4-0.6% Kohlenhydrate im Ganzkrill - die von ihm angewandte Bestimmungsmethode ist jedoch nur sehr grob. Da Glycogen nur in geringen Mengen vorhanden ist, im Gegensatz z.B. zu vielen Mollusken (Walne und Mann 1975), muß angenommen werden, daß als Energiedepot des Krills hauptsächlich Lipid in Frage kommt. Zu diesem Schluß gelangt auch Clarke (1980).

Der Gehalt an Lipid im Hepatopankreas ist bei Krill dementsprechend eine Größenordnung höher als bei der Strandkrabbe. Allerdings wird in der Krabben-Hämolymphe mehr Lipid transportiert. Die Energiespeicherung des Krills erfolgt offensichtlich über die Einlagerung von Lipid (s. auch Bachler 1984) in den Hepatopankreas. Vergleicht man den Gesamtlipidgehalt mit dem anderer Euphausiaceen (Buchholz und Prado-Fiedler 1987), so wird deutlich, daß eine hohe Fettspeicherkapazität für diese Krebsgruppe charakteristisch ist. Eine besondere polare Anpassung, wie sie von einigen Autoren erwogen wurde, ist für den antarktischen Krill daraus nicht abzuleiten (loc. cit.). Daß die Stoffklasse der Triglyceride vorherrscht, ist nach Bachler (1984) Ausdruck eines allgemein hohen Grundumsatzes, der sicherlich mit der hohen Schwimmleistung gekoppelt ist.

Wichtige Aufschlüsse lassen aber auch die Veränderungen im Häutungszyklus zu, denn auf diese Weise kann beurteilt werden, ob und in welchem Ausmaß eine Stoffklasse als Strukturbestandteil oder Reservestoff angereichert wird. Hinweise auf die Beteiligung der Substanzen am Energieumsatz können so gewonnen werden.

Zunächst sollen die Veränderungen zwischen den Stadien BC und D<sub>2</sub> besprochen werden, da zwischen diesen die Hauptphase der Stoffspeicherung abläuft. Grundlage des Vergleichs sind die Abb. IV.6-11 und Tab. IV.4 (s.S. 145).

Wie bereits dargestellt, entspricht die Proteinzunahme in der Hämolymphe des Krills durchaus dem Verlauf vergleichbarer Kurven anderer Krebse einschließlich C. maenas (Travis 1955, Barlow und Ridgeway 1969, Adelung 1971, Spindler-Barth 1976). Betrachtet man jedoch den Anreicherungsfaktor während der Speicherphase im Häutungszyklus, so beträgt dieser nur die Hälfte des Wertes bei der Strandkrabbe. In Hepatopankreas und Muskel ist keine signifikante Veränderung feststellbar (Tab.IV.4, S.145).

Die Glucose in der Hämolymphe verändert sich bei den Vergleichstieren nicht. Nur kurz nach der Ecdysis ist bei Krill ein signifikant erhöhter Wert zu finden. Der Stoffbestand des Glycogens liegt in den Organen des Krills deutlich niedriger als bei anderen Krebsen. Auch der Anreicherungsfaktor ist beim Krill sehr viel geringer. Im Kontrast zu den Verhältnissen beim Krill finden Speck



et al. (1972) eine erhebliche Zunahme der Glycogenwerte während der Proecdysis im Hepatopankreas beim Flußkrebs Orconectes limosus. Bei E.superba sind zwar signifikante Veränderungen des Glycogenspiegels in Hepatopankreas, Muskel und Restkörper vorhanden, diese betreffen aber nicht den Weg BC-D<sub>2</sub>, sondern nur die Phasen kurz nach der Ecdysis und das Stadium, D<sub>1</sub>'''.

Die Lipidwerte bleiben in allen Organen statistisch gleich.

Folgende Interpretationen dieser Befunde sind möglich: Allein der steigende Proteinspiegel in der Hämolymphe zeigt die Anreicherung von Struktursubstanzen, also "internes" Wachstum an. Die Größenordnung der Zunahme bleibt jedoch verhältnismäßig gering. Diese Aussage entspricht dem Befund, daß das Gewebewachstum, gemessen als TG/NG-Veränderung, insgesamt ebenfalls gering bleibt. Dieses wurde zu Beginn der Diskussion dahingehend interpretiert, daß der Hauptteil der Energie für den Längenzuwachs verbraucht wird.

Die energiereichen Substanzen Glycogen/Glucose und diejenigen aus der Stoffklasse der Lipide bleiben auf einem Basiswert, da laufend Energie für das Schwimmen aufgebracht werden muß.

Im Vergleich zu C. maenas, dem benthischen Vertreter, zeigen also die Stofffluktuationen im Häutungszyklus wesentliche Unterschiede. Die Stoffspeicherung beim Krill bleibt gering, da:

- 1.) Krill in den Sommermonaten schnell an Länge zunimmt, entsprechend den festgestellten hohen Häutungsraten (Teil II + III).
- 2.) Krill einen sehr hohen Grundumsatz (s. auch Kils 1979) bedingt durch das ständige Schwimmen, aufrechterhalten muß.

Die ausgeprägte Saisonalität in der Antarktis und die pelagische Lebensweise prägen also die Biochemie des Tieres in entscheidender Weise.

Die bisherigen Angaben für die Stoffspeicherung zu verschiedenen Jahreszeiten (Clarke 1980. 1984) zeigen, daß auch

langfristig kaum Reserven in Form von Lipiden eingelagert werden. Dieses Ergebnis steht im Gegensatz zu Befunden bei M. norvegica (Buchholz und Prado-Fiedler 1987): diese Euphausiide lagert Lipid in Form von Triglyceriden als Überwinterungsreserve ein, und zwar steigt im Herbst innerhalb von höchstens zwei Monaten der Trockengewichtsanteil der Lipide von 19 auf 48% bei Männchen und von 17 auf 44% bei Weibchen. Die Erklärung dafür ist, daß der nordische Krill die sehr ausgeprägte herbstliche Planktonblüte dazu nutzen kann. Die Ergebnisse von Bachler (1984) zeigen, daß im Häutungszyklus kaum Zunahmen an Lipiden bei M. norvegica vorkommen, so wie es hier für E. superba ebenfalls gefunden wurde. Auch hier muß also der Lipidanteil ständig zur "Finanzierung" eines hohen Grundumsatzes dienen. Die Autorin interpretiert ihre Ergebnisse dagegen jedoch so, als sei eine häutungsgekoppelte Zunahme des Lipidspiegels vorhanden. Ihre Diagramme belegen diese Aussage m.E. jedoch nicht. Zudem wurde für die Untersuchung jahreszeitlich nicht einheitliches Material verwendet - dadurch können leicht Unterschiede vorgetäuscht werden. Eine statistische Überprüfung dieser Werte nach dem hier vorgestellten Schema war leider nicht möglich, da die dafür notwendigen Rohdaten nicht vorlagen.

Daß E. superba Lipid nicht als Reserve im Häutungszyklus speichert, ist mit den Befunden von Clarke (1980, 1984) also gut vereinbar, daß auch keine Überwinterungsreserven angelegt werden. Clarke folgert daraus, daß der antarktische Krill im Südwinter noch Nahrungsquellen finden muß. Dafür sprechen auch die im folgenden Kapitel beschriebenen Daten von Enzymaktivitäten im Verdauungstrakt. Eine mögliche Energiequelle kann die auch im Winter noch reiche Epiflora unter dem Meereis sein, wie die aufsehererregenden Ergebnisse von Marschall und Dieckmann (in Vorber.) von der Winterreise der "Polarstern" 1986 zeigen.

Nachdem bisher nur die stofflichen Veränderungen während der intermediären Phase des Häutungszyklus beurteilt wurden, soll anschließend auf Stoff-Fluktuationen im unmittelbaren Bereich der Ecdysis eingegangen werden.

Zunächst zu den Hämolymphe-Daten: Signifikant erhöhte Werte an

Protein und Glucose und vor allem N-Acetyl-Glucosamin sind für das Stadium A und D<sub>3-4</sub> kennzeichnend. Dieses gilt, allerdings aufgrund hoher Schwankung statistisch nicht signifikant, auch für Glycogen in der Hämolymphe. In D<sub>3-4</sub> ist aber auch im Hepatopankreas, Muskel und Resttier der Glycogenwert signifikant erhöht. Die Lipidwerte in der Hämolymphe zeigen dagegen keine signifikanten Unterschiede - Lipidwerte für Hepatopankreas und Muskel liegen nicht vor.

Die erhöhten Blutwerte vor und nach der Ecdysis zeigen einerseits vermehrte Transportvorgänge von den Speicherorten her, wie vom Hepatopankreas, zu den Syntheseorten an. Der wichtigste Syntheseort ist das Integument. Andererseits spiegeln diese aber auch den umgekehrten Weg wider, nämlich die Freisetzung von Substanzen aus der alten Kutikula und ihrer Rückresorption. Besonders auffällig ist dieser Vorgang im Falle des Glucosamins: Hier steigt der Glucosaminbestand um das 12-fache vor der Häutung und bleibt nach der Häutung noch kurzfristig auf dem 9-fachen des Basiswertes im Stadium BC in der Hämolymphe.

Der signifikant erhöhte Glucosewert im Stadium A ist ein Zeichen für die hohe Umbaurate in Glucosamin und weiter in Chitin. Entsprechendes haben auch Speck et al. (1972b) für den Flußkreb O. limosus festgestellt. Die Autoren geben darüber hinaus an, daß beim Flußkreb das rückresorbierte Chitin aus der alten Kutikula nicht nur zur erneuten Synthese des Krillpanzers ausreicht, sondern daß die resorbierten Substanzen auch in den Energiestoffwechsel eingeschleust werden können.

Überraschenderweise sind signifikant erhöhte Werte des Glucosamins, aber auch deutliche, allerdings nicht statistisch verifizierbare Maxima des Glycogens und der Glucose in den ersten beiden Hauptstadien der Proecdysis (D<sub>0</sub> und D<sub>1</sub>) erkennbar. Anscheinend werden auch zu diesem Zeitpunkt im Häutungszyklus bereits Stoffe aus der alten Kutikula mobilisiert. Aufschluß darüber, ob diese Annahme richtig ist, können die Aktivitätsbestimmungen der chitinolytischen Enzyme im übernächsten Kapitel geben. Daran anschließend soll eine Bilanzierung der stofflichen Umschichtungen zwischen Kutikula und Körperinneren versucht werden.

Im direkt folgenden Kapitel soll jedoch zunächst der ATP-Gehalt und die Energiesättigung als Maß für die Stoffwechsel-

intensität im Häutungszyklus diskutiert werden.

#### Der Gehalt an Adenosinnukleotiden und die Energiesättigung

Die Energiesättigung wird häufig als Indikator für metabolische Belastungen verwendet. So sinkt der Wert, wenn Tiere unter Schadstoffeinwirkungen stehen (Literaturübersicht bei Verschraegen et al. 1985) oder anoxischen Bedingungen ausgesetzt sind (Barthel 1984). Es konnten auch deutliche saisonale Änderungen nachgewiesen werden: unter Winterbedingungen ist die Energiesättigung bei Miesmuscheln und auch beim nordischen Krill (Skjoldal und Bämstedt 1976) herabgesetzt.

Andererseits sind auch negative Ergebnisse bekannt: Verschraegen et al. (1985) berichten, daß der Energiewert bei verschiedenen Polychaeten nicht vom Verschmutzungsgrad des Standortes abhängt. Untersuchungen an Flußkrebsen zeigten, daß die Energiesättigung sich unter experimentellen Hungerbedingungen nicht verändert. Bei Hummern ist ebenfalls keine häutungsabhängige Veränderung feststellbar (Dehn et al. 1985) - allerdings ist kurz vor der Ecdysis der ATP-Gehalt signifikant erhöht. Die Autoren vergleichen jedoch nur drei Häutungsstadien miteinander.

Insgesamt ist das Bild also uneinheitlich. Vor diesem Hintergrund wurden die natürlich ablaufenden Veränderungen im Häutungszyklus des Krills hier eingehend untersucht. Die Ergebnisse können mit den bisher festgestellten biochemischen Abläufen in Beziehung gesetzt werden. Zunächst soll jedoch ein Literaturvergleich vorangestellt werden:

Tab.IV.12 Literaturvergleich von ATP-Konzentration und Energiesättigung (AES) bei verschiedenen Invertebraten. ATP umger. auf  $\mu\text{g}/\text{mg}$  Frischgewicht; Diese Arb.: MW im Häutungszykl., sonst max. Werte der Unters. angegeben.

| Autor      | Art                        | Organ       | AES                    | ATP-Gehalt<br>[ $\mu\text{g}/\text{mg}$ ] |
|------------|----------------------------|-------------|------------------------|-------------------------------------------|
| =====      |                            |             |                        |                                           |
| Diese Arb. | <u>E. superba</u>          | Abdomen     | .95                    | 7.3                                       |
| Diese Arb. | <u>M. norvegica</u>        | Abdomen     | .95                    | 10.1                                      |
| 1          | <u>E. superba</u>          | Ganztier    | .68                    | 4.7                                       |
| 2          | <u>M. norvegica</u>        | Ganztier    | .80                    | 2.0                                       |
| 3          | <u>M. norvegica</u>        | Ganztier    | .75                    | 6.4                                       |
| 4          | <u>Homarus americanus</u>  | Muskel      | .94                    | 4.6                                       |
| 5          | <u>Procambarus clarkii</u> | Muskel      | .91                    | 4.3                                       |
| 6          | <u>Macoma calcaria</u>     | Weichkörper | .80                    | -                                         |
| 6          | <u>Astarte borealis</u>    | Weichkörper | .55                    | -                                         |
| =====      |                            |             |                        |                                           |
| 1          | Ellingsen 1982             | 4           | Dehn et al. 1985       |                                           |
| 2          | Saether und Mohr 1987      | 5           | Dickson und Giesy 1982 |                                           |
| 3          | Skjoldal und Båmstedt 1976 | 6           | Barthel 1984           |                                           |
| =====      |                            |             |                        |                                           |

Zunächst fällt auf, daß die Werte der Energiesättigung der eigenen Untersuchung relativ hoch liegen. Auch die ATP-Konzentrationen zeigen im Vergleich der Crustaceen hohe Werte. Dieses Ergebnis entspricht dem hohen Energiedurchsatz des antarktischen Krills, der von Kils (1979) anhand von Messungen des Sauerstoffverbrauchs bestimmt wurde. Ein hoher Grundumsatz wurde aber auch von Voß (1982) für den nordischen Krill gemessen. Daher könnten die hohen ATP- und AES-Werte als Folge der pelagischen

Lebensweise der Euphausiiden angesehen werden, die ständige Schwimmaktivität mit sich bringt. Zwar sind die Energiesättigungen im Muskel des Hummers und des Flußkrebsses ähnlich hoch, die ATP-Werte liegen jedoch niedriger als bei den hier untersuchten Euphausiiden, möglicherweise aufgrund der geringeren Beweglichkeit. Entsprechend der sessilen Lebensweise ist die Energiesättigung der Muscheln am geringsten.

Die Werte von Zitat (1) - (3) für Ganztiere von E. superba und M. norvegica liegen deutlich niedriger. Die Autoren der ersten beiden Arbeiten führen an, daß ihre relativ niedrigen AES- und ATP-Werte darauf zurückzuführen sind, daß der untersuchte antarktische bzw. nordische Krill noch unter Fangstress stand. Sie schließen aber auch nicht aus, daß Konservierungsartefakte aufgetreten sind. Ähnliche Effekte könnte man auch anhand der Werte von (3) vermuten. Aufgrund des allgemein sehr schnellen ATP-Umsatzes in den Organismen ist mit solchen Komplikationen zu rechnen. Daß die eigenen Werte in dieser Hinsicht günstiger liegen, kann als gute Voraussetzung dafür gewertet werden, daß mit den hier entwickelten Methoden eine geeignete experimentelle Basis für die vorliegenden Untersuchungen, aber auch für weitergehende, z.B. saisonale Studien geschaffen wurde. Versuche zur Korrelation zwischen Energiegehalt und Lebensweise wären sowohl im Vergleich der Crustaceen als auch für andere Invertebraten interessant.

Im Häutungszyklus des Krills zeigen sich nur minimale Veränderungen von Energiesättigung und ATP-Gehalt. Eine leichte, statistisch nur teilweise abgesicherte Tendenz spricht für erhöhte Werte ganz zu Beginn und Ende des Zyklus (vergl. Abb. IV.14 und 15). Auch Dehn et al. (1985) finden bei Hummern gegenüber dem Stadium B und C<sub>4</sub> in D<sub>3</sub> eine signifikant höhere ATP-Konzentration. Das bedeutet, daß Energiesättigung und ATP-Gehalt durch die physiologische Belastung durch zusätzlichen Verbrauch während der Ecdysis nicht herabgesetzt sind. Im Gegenteil: offensichtlich reagiert der Organismus auf die Belastung durch vermehrte Bereitstellung von Energie in Form von ATP. Die nur geringen Unterschiede zwischen den Werten lassen jedoch darauf schließen, daß

der antarktische Krill über den Häutungszyklus hinweg ständig Energie produziert. Dieses entspricht auch den häutungsunabhängig gleichbleibend hohen Werten der energieliefernden Substanzen Lipid und Glycogen (s.o.). Der zusätzliche Verbrauch während des Ablaufs der Ecdysis ist also relativ zum Häutungszyklus gesehen so gering, daß die biochemischen Werte sich nur unwesentlich verändern. Viel Gelegenheit zur Energiespeicherung durch Einlagerung von Reservestoffen scheint nicht gegeben zu sein. Dieses unterscheidet den Krill von anderen Crustaceen.

Nur der ATP-Wert im Abdomen im Stadium BC fällt aus dem Rahmen: Er ist 1.6x höher als der Mittelwert im Häutungszyklus. Die Tatsache, daß dieser Wert stark schwankt und der H-Test eine nur schwache Signifikanz ergibt, läßt jedoch vermuten, daß er eher zufallsbedingt ist. Das Stadium BC beinhaltet das sogenannte Ruhestadium C<sub>4</sub>. Normalerweise entfällt dieses Stadium im Sommer bei Krill ganz, oder es ist nur sehr kurz (s. Teil I). Es kann sein, daß zufällig einige der untersuchten Tiere sich doch in diesem Stadium der Häutungsverzögerung befanden, bedingt durch eine, allerdings nicht erkennbare physiologische Streßsituation. Die Folge sind erhöhte Einzelwerte, die den Mittelwert in die Höhe treiben.

Zum Wert der Energiesättigung als Maß für metabolische Belastung oder Belastungsphasen ist zu sagen, daß die "natürliche" Belastung der Ecdysis sich eher durch zusätzliche Produktion von ATP auswirkt und nicht durch eine Verschiebung zu den Abbauprodukten, die einen erniedrigten Wert der Energiesättigung bedingen würden. Dieses Ergebnis weicht ab von dem ursprünglich von Atkinson und Walton (1967) aufgestellten und von Verschraegen et al. (1985) bereits kritisch diskutierten Konzept. Eine eingehende experimentelle Prüfung wäre daher notwendig. Für den antarktischen Krill wären jahreszeitliche Untersuchungen von großem Interesse.

Chitinolytische Enzyme und Proteasen im Integument  
in Abhängigkeit vom Häutungszyklus und von der Jahreszeit

Die chitinolytischen Enzyme Chitinase und N-Acetyl-Glucosaminidase sind bisher noch nicht aus dem Crustaceenintegument extrahiert und dargestellt worden. Daher stehen zu Vergleichen nur Insektendaten der  $\beta$ -NAG-ase zur Verfügung.

Die Voruntersuchung zur Charakterisierung der Enzyme (Spindler und Buchholz 1987) ergab, daß das Molekulargewicht, die Zahl der Isoenzyme, die  $K_m$ -Werte und andere kinetische Eigenschaften im wesentlichen mit entsprechenden Daten von Drosophila, Bombyx, oder Locusta recht gut Übereinstimmen. Auch die Temperaturoptima liegen bei den Krillarten wie bei den untersuchten Insekten deutlich über 40 °C, und die pH-Bereiche der Wirkoptima liegen ähnlich. Beide Euphausiiden zeigen im Gegensatz zu den Insekten, so weit untersucht, im Temperaturbereich unter 10 °C jedoch noch erhebliche Aktivität und niedrige Aktivierungsenergien. Die Autoren schließen daraus auf einen möglichen Weg der Temperaturadaptation an die im Wasser vorherrschenden, relativ niedrigen Temperaturen. Da beide Euphausiiden im Temperaturverlauf der Wirkoptima sich nicht unterscheiden, ist eine spezielle Adaptation der Eigenschaften der chitinabbauenden Enzyme des antarktischen Krills an die Temperaturverhältnisse der polaren Gewässer nicht erkennbar. Untersuchungen der Enzymkinetik stellen auch ein lohnendes Ziel weiterführender Arbeiten dar. In der vorliegenden Abhandlung sollen dagegen häutungszyklische Untersuchungen im Vordergrund stehen.

Spezifische Enzymaktivitäten im Integument: Vergleicht man die auftretenden Maxima der chitinolytischen Enzyme im Häutungszyklus, so ergeben sich klare Übereinstimmungen mit Abläufen im Insektenintegument.

Die folgende Vergleichstabelle zeigt, daß die spezifische Aktivität der  $\beta$ -NAG-ase der Euphausiiden recht gut mit entsprechend gemessenen Werten bei Insekten übereinstimmt. Dieses kann als erster Hinweis darauf gewertet werden, daß die Bedeutung der Resorption für den Stoffumsatz im Häutungszyklus der Arthropoden



ähnlich ist. Bemerkenswert ist in diesem Zusammenhang, daß das polar angepaßte Tier Krill trotzdem gleiche Enzymaktivitäten aufweist wie etwa die Wüstenheuschrecke. Diese Aussage unterstreicht die für ein polares Tier ungewöhnlich hohe Stoffwechselaktivität des Krills. Chitinasewerte liegen zum Vergleich nicht vor.

Tab IV.13 Vergleich der spezifischen Aktivitäten der  $\beta$ -NAG-ase im Integument von Insekten und Krill

| Autor                         | Tier                      | Aktivität<br>[nM p-Nitrophenol/<br>mg Protein · min] |
|-------------------------------|---------------------------|------------------------------------------------------|
| =====                         |                           |                                                      |
| $\beta$ -NAG-ase:             |                           |                                                      |
| Spindler 1976                 | <u>Drosophila hydei</u>   | 19                                                   |
| Zielkowski &<br>Spindler 1978 | <u>Locusta migratoria</u> | 10                                                   |
| Diese Arbeit                  | <u>E. superba</u>         | 18                                                   |
|                               | <u>M. norvegica</u>       | 21                                                   |

-----

Im letzten larvalen Häutungsintervall steigt bei Locusta migratoria (Zielkowski und Spindler 1976) die  $\beta$ -NAG-ase um das Zehnfache des Basiswertes zwischen Tag 4 und 5 der 7-tägigen Zeitspanne an. Bei E. superba steigt der Titer um das 13-fache ebenfalls im letzten Drittel des Zyklus. Kurz vor der Ecdysis, am Tag 6, erreicht auch die Chitinase bei der Heuschrecke ihr Maximum mit dem 8-fachen des Grundwertes, ähnlich wie beim Krill, bei dem eine 6.5-fache Steigerung ca. 2 Tage vor der Ecdysis erfolgt. Die Aktivität der Insektenchitinase fällt jedoch unmittelbar vor der Häutung wieder ab. Bei Krill wird, möglicherweise aufgrund der größeren Zykuseinteilung, dieses Absinken der Werte nicht erfaßt.

Grundsätzlich tritt also das Maximum der  $\beta$ -NAG-ase bei beiden Arthropoden deutlich vor dem Maximum der Chitinase ein. Dieser Verlauf konnte auch für andere Insekten verifiziert werden (Zielkowski und Spindler 1976).

Warum das Exoenzym  $\beta$ -NAG-ase vor dem Endoenzym Chitinase Maximalwerte erreicht, ist nicht ganz klar. Möglicherweise wird  $\beta$ -NAG-ase in einer inaktivierten Form synthetisiert und erst zeitlich zusammentreffend mit der maximalen Chitinasynthese aktiviert. Die Existenz inaktiver Formen der chitinolytischen Enzyme wurde von Passoneau und Williams (1953) sowie Bade (1978) postuliert. Die histologischen Ergebnisse (Teil I) zeigen, daß im Stadium D<sub>3-4</sub> die Zahl der Kutikelschichten abnimmt. Gleichzeitig erreicht auch der Chitinanteil in der Kutikula sein Minimum. Außerdem werden mineralische Bestandteile der Kutikula freigesetzt (s.u.). Entsprechend muß gefolgert werden, daß im Stadium D<sub>3-4</sub> die Rückresorption der Chitinbausteine ihr Maximum erreicht.

Auffallend ist, daß die Chitinaseaktivität aber schon zum Zeitpunkt der Apolyse, im Stadium D<sub>0</sub>, signifikant ansteigt. Dieses läßt darauf schließen, daß doch bereits frühzeitig der Chitinanteil der Kutikula zumindestens teilweise remobilisiert wird. Der frühzeitige Chitinaseanstieg korreliert in diesem Fall auch mit dem bald danach auftretenden  $\beta$ -NAG-ase-Maximum. Dieser Gedanke wird im folgenden Kapitel, wenn der Umsatz des Stoffbestandes der Kutikula diskutiert wird, nochmals aufgegriffen.

Klare Übereinstimmungen ergeben sich zwischen den Aktivitätsmaxima der besprochenen Enzyme und dem Verlauf der Titerkurve des Häutungshormons: Ein erster Anstieg des Ecdysontiters findet im Stadium D<sub>0</sub> statt (Teil I, Abb. I.6, S. 22). Gleichzeitig wird vermehrt Chitinase synthetisiert. Der zweite Gipfel der Titerkurve tritt im Stadium D<sub>1'''</sub> auf, unmittelbar vor dem drastischen Anstieg der  $\beta$ -NAG-ase-Synthese. Diese zeitliche Übereinstimmung der Ecdysonausschüttung und der Enzymsynthese läßt darauf schließen, daß hier ein unmittelbarer funktioneller Zusammenhang zugrunde liegt. Ein solcher Mechanismus wird ebenfalls für Locusta und andere Insekten postuliert (Zielkowski und Spindler 1976).

Eine hormonelle Steuerung anderer physiologischer Ereignisse, Umschichtungen des Stoffbestandes betreffend, werden für Crustaceen von mehreren Autoren angenommen (Adelung 1971, Spindler 1984, Spindler-Barth 1976, Buchholz 1982). Das ausgeprägte

Chitinasemaximum im Stadium D<sub>3-4</sub> tritt allerdings hormonunabhängig auf, da der Häutungshormontiter unmittelbar vor der Häutung wieder auf ein Minimum zurückgeht. Zeitgleiche physiologische Vorgänge wie hier das Chitinasemaximum müssen also durch andere Auslöser gesteuert werden (loc cit.). Rückkopplungsvorgänge spielen in diesem Zusammenhang eine große Rolle: z.B. könnte das Ansteigen der  $\beta$ -NAG-ase-Werte in D<sub>2</sub> (Abb. IV.17) gleichzeitig für die Auslösung der Chitinasynthese im Stadium D<sub>3-4</sub> verantwortlich sein.

Die hohe Anfangsaktivität beider Enzyme im Häutungszyklus im Stadium A ist schwer erklärbar, tritt analog aber auch bei Insekten auf (Zielkowski und Spindler 1976). Wahrscheinlich handelt es sich um Restaktivitäten.

Zusammenfassend kann festgestellt werden, daß der Verlauf des Häutungshormontiters und die Enzymsynthese in Beziehung zueinander stehen. Daher kann der frühe Anstieg der Chitinase funktionelle Bedeutung haben. Das heißt aber, daß wahrscheinlich nicht erst im Stadium D<sub>3-4</sub> die Kutikula enzymatisch angegriffen wird, sondern bereits zum Zeitpunkt der Apolyse resorptive Prozesse einsetzen. Weitergehende Aussagen sind nicht möglich, da bisher keine Vergleichsdaten an Crustaceen zur Verfügung stehen.

Da im Häutungszyklus eine Phase niedriger Enzymaktivität in der Postecdysis mit hoher Aktivität in der Proecdysisphase in charakteristischer Weise abwechselt, könnte man Bestimmungen der Haupthäutungsphasen anhand der Aktivität der chitinabbauenden Enzyme vornehmen. Aufgrund der umständlichen Bestimmungsmethodik ist ein solches Vorgehen nicht sinnvoll.

Die Enzymanalysen lassen aber noch einen weiteren wichtigen Schluß zu: Unter den reduzierten Nahrungsverhältnissen des Winters könnte es geschehen, daß ein Tier in einem bestimmten Häutungsstadium "steckenbleibt" und sich nicht mehr auf die nächste Häutung hin weiterentwickeln kann. Eine Stadienanalyse von Wintermaterial, wie sie im Teil II der Arbeit durchgeführt wurde, würde dann ein verfälschtes Bild ergeben, da die analysierten Stadien nicht mit den ihnen sonst entsprechenden physiologischen

Vorgängen mehr übereinstimmen. Wenn jedoch Rückresorption, kenntlich an hoher Enzymaktivität, stattfindet, kann daraus gefolgert werden, daß ein Tier sich auf die nächste Häutung vorbereitet. Die Aktivität der chitinolytischen Enzyme ist also ein geeigneter Indikator für den Ablauf eines, an den Sommerverhältnissen gemessen "normalen", wenn auch vielleicht verlangsamten Häutungszyklus.

Aus diesem Grund wurden die Aktivitäten der Chitinase und der  $\beta$ -NAG-ase in den drei Hauptphasen des Zyklus, Postecdysis, frühe und späte Proecdysis miteinander verglichen (Abb. IV.18), und zwar bei Sommer- und Wintertieren. Bei der Chitinase zeigt sich hier, daß im Sommer, wie im Winter in den Stadien D<sub>2-4</sub> die höchsten Aktivitäten vorliegen. Die niedrigsten liegen im Stadium A-BC. Wie die Augustwerte aufweisen, können die Chitinase-Werte im Winter sogar noch höher liegen als im Sommer (Februar). Bei der  $\beta$ -NAG-ase unterscheidet sich das Aktivitätsmuster im Häutungszyklus im Februar, August und September in keiner Weise. Der Rückresorption scheint daher im Sommer wie im Winter die gleiche physiologische Bedeutung zuzukommen.

Die geschilderten Ergebnisse zeigen, daß auch im Winter Häutungsstadium und Enzymaktivität gut korrelieren. War im Teil II der Arbeit nur aufgrund der zahlreichen in Proecdysisstadien angetroffenen Tiere geschlossen worden, daß die Häutungsaktivität des Krills in den untersuchten Wintermonaten nicht zum Erliegen kommt, so ergänzt und bestätigt die hier gefundene hohe Aktivität der chitinolytischen Enzyme diese Aussage.

#### Chitinolytische Enzyme und Proteasen im Verdauungstrakt in Abhängigkeit vom Häutungszyklus und von der Jahreszeit

Euphausia superba wird allgemein als vorwiegend herbivores Tier eingestuft (Holm-Hansen und Huntley 1984). Während der für die vorliegende Untersuchung durchgeführten Fänge wurde stets auf die Färbung des Verdauungstraktes der einzelnen Individuen geachtet, die

aufgrund der Durchsichtigkeit des Tieres leicht zu beurteilen ist. Bei mehreren Tausend Tieren wurde ein tiefgrüner Hepatopankreas festgestellt. Das signalisiert zum einen den guten sommerlichen Ernährungszustand des Krills zum anderen, daß vor allem Phytoplankton aufgenommen wurde. Diurnale Rhythmen in der Nahrungsaufnahme existieren zwar, werden aber erst anhand eingehender Analyse erkennbar, da sie relativ schwach ausgeprägt sind (Morris et al. 1983).

Im Aquarium frißt Krill außer Phytoplankton jedoch sowohl andere Zooplankter, wie Copepoden und Flügelschnecken als auch Artgenossen, wie ich häufig beobachten konnte. Dabei klappt der Krill den Fangkorb nach beiden Seiten auf, so daß das Beuteobjekt direkt mit den jetzt freiliegenden, kräftigen Mandibeln bearbeitet werden kann. Dabei wird das Objekt häufig gegen den Boden oder die Wand des Hälterungsgefäßes als Widerlager gepresst. In diesen Fällen carnivoren Verhaltens verfärbt sich der Hepatopankreas sofort hell bis rötlich. Folglich wären solche Tiere leicht im Freiland erkennbar.

Da im Freiland nur Phytoplankton gefressen wird, ist daraus zu schließen, daß Kannibalismus und carnivores Verhalten entweder als Hälterungsartefakt oder nur in Ausnahmesituationen auftreten. Solche Ausnahmesituationen wären experimentelle oder natürliche Hungerphasen. Kannibalismus im Aquarium wurde auch von Ikeda (1984) und anderen Kollegen (McWhinnie, Marschall, pers. Mittlg.) anekdotisch beschrieben.

Während des antarktischen Winters erlebt der Krill wahrscheinlich längere Hungerphasen. Die Tatsache, daß der Krill im Verdauungstrakt eine erhebliche Aktivität der chitinolytischen Enzyme besitzt, könnte dafür sprechen, daß er sein Ernährungsverhalten im Winter ändert und andere Crustaceen regelmäßig zu sich nimmt. Das bedeutet, daß der Krill selbst einen der widerstandsfähigsten Naturstoffe wie das Chitin zu seiner Energiegewinnung nutzen kann.

Trotzdem steigen die Aktivitäten der chitinolytischen Enzyme im Winter nicht an, sondern gehen geringfügig zurück (Abb. IV.20). Das gleiche gilt aber auch für die Protease. Auch im Häutungszyklus

verhalten sich die chitinabbauenden Enzyme genau wie die Protease (Abb. IV.19). Demnach scheint das chitinolytische System einfach als "normale" Verdauungsenzymeinheit zu fungieren. Tatsächlich enthalten zahlreiche Diatomeen, vor allem in ihren Fortsätzen Chitin (z.B.: McLachlan et al. 1965; Thalassiosira fluviatilis; ca 35% Chitin) Dieses gilt auch für antarktische Diatomeen (Smetacek, pers. Mittlg.). Es bedeutet, daß dem Krill auch pflanzliches Chitin in großen Mengen zur Verfügung steht.

Dieser Befund spricht für die allgemein hohe Kapazität der Nahrungsnutzung des Krills (Boyd et al. 1984) und bedeutet eine Anpassung an die starke saisonale Fluktuation der Phytoplankter: wenn genügend Nahrung im Sommer vorhanden ist, kann der Krill diese Ressourcen durch die Chitinverdauung optimal nutzen. Aber auch tierisches Chitin kann im Winter und auch in sommerlichen Hungerphasen (s. Teil II) verdaut werden. Auch diese Eigenschaft paßt, wie das sehr kurzfristige Einstellen der Nahrungsaufnahme um die Ecdysis herum, in das Bild eines hervorragend an seine Umweltbedingungen angepaßten Tieres.

Im Vergleich zu anderen Crustaceen steht E. superba jedoch nicht allein in der Kapazität, Chitin zu verdauen. So enthält M. norvegica etwas höhere Aktivitäten (Abb. IV.20), die jedoch höhere Schwankungen aufweisen. Möglicherweise hängt es davon ab, ob das omnivore Tier (Klages 1983) mehr pflanzliche oder tierische Nahrung zu sich genommen hat.

Chitinolytische Enzyme wurden bisher auch bei omnivoren Einsiedlerkrebsen (Arnould und Jeuniaux 1982) und Taschenkrebsen (Brun und Wojtowicz 1976) im Verdauungstrakt gefunden. Die spezifischen Aktivitäten variieren um 5 Größenordnungen wie Tab. IV.14 zeigt:

Tab IV.14 Spezifische Aktivität der chitinolytischen Enzyme im Verdauungstrakt verschiedener Arthropoden (Ohne Berücksichtigung des Häutungszustandes; FG Frischgewicht)

| Autor                   | Tier                      | Aktivität                          |
|-------------------------|---------------------------|------------------------------------|
| =====                   |                           |                                    |
| $\beta$ -NAG-ase        |                           | [nM p-Nitrophenol/<br>mg FG · min] |
| Spindler 1976           | <u>Drosophila hydei</u> * |                                    |
|                         | Darm:                     | 4                                  |
|                         | Fettkörper:               | 3                                  |
| Brun & Wojtowicz 1976   | <u>Cancer irroatus</u> *  |                                    |
|                         | Hepatopankreas:           | 80                                 |
| Diese Arbeit            | <u>E. superba</u>         | 3                                  |
|                         | Hepatopankreas:           |                                    |
|                         | <u>M. norvegica</u>       | 7                                  |
|                         | Hepatopankreas:           |                                    |
| -----                   |                           |                                    |
| Chitinase               |                           | [ $\mu$ M NAG/ mg FG · h]          |
| Arnould & Jeuniaux 1982 | <u>Pagurus bernhardus</u> |                                    |
|                         | Hepatopankreas:           | .008                               |
| Diese Arbeit            | <u>E. superba</u>         |                                    |
|                         | Hepatopankreas:           | 10                                 |
|                         | <u>M. norvegica</u>       |                                    |
|                         | Hepatopankreas:           | 15                                 |

\*Bei Umrechnung von mg Protein auf mg FG wurde 20% Protein am FG angenommen

Die Nordseegarnele weist dagegen, wie eigene Untersuchungen zeigten, keine chitinolytische Aktivität im Verdauungstrakt auf. Weitere vergleichende Untersuchungen wären lohnend.

Wie bereits erwähnt, verhält sich das chitinolytische System, jahreszeitlich gesehen, wie das Verdauungsenzym Protease. Diese

Aussage trifft auch auf den Häutungszyklus zu (Abb. IV.19): Im Vergleich zu anderen Crustaceen sind die Aktivitätskurven der drei untersuchten Enzyme, wenn man die chitinolytischen Enzyme mit zu den Verdauungsenzymen rechnet, gänzlich verschieden: Weder sind wie bei den anderen Crustaceen eindeutige Maxima im Häutungszyklus zu erkennen, noch sinken vor oder nach der Ecdysis die Werte auf ein Minimum - eher ist eine steigende Tendenz erkennbar.

Typisch für decapode Krebse ist ein Maximum der Aktivität der Verdauungsenzyme in der frühen Vorhäutungsphase und eindeutige Minima im zeitlichen Bereich der Häutung (Bauchau und Mengeot 1965: Carcinus maenas, Protease und Amylase; Van Wormhout et al. 1972: Palaemon serratus, Protease, Amylase und Arginase). Auch eine Chitinase im Hepatopankreas von C. maenas (Bauchau und Mengeot 1965) zeigt ein eindeutiges Minimum im letzten Proecdysis-Stadium. Die Autoren erklären diese Phase niedriger Enzymaktivität mit der erniedrigten Ernährungsrate im Zeitraum der Ecdysis.

Die Kurve des Phaeopigmentgehaltes im Verlauf des Häutungszyklus (Abb. IV.1) zeigt an, daß die häutungsbedingte "Freßpause" im Vergleich zu anderen Crustaceen nur sehr kurz ist. Dieses Ergebnis ist gut vereinbar mit der gleichbleibend hohen Enzymaktivität. Beide Ergebnisse zusammen erhärten die Hypothese, daß der antarktische Krill eine außergewöhnlich hohe Kapazität der Nahrungsnutzung besitzt. Auf diese Weise wird der durch das ständige Schwimmen bedingte hohe Energieverbrauch gewährleistet.

#### Der Stoffbestand der Kutikula in Abhängigkeit vom Häutungszyklus und von der Jahreszeit

Allgemeine Eigenschaften der Krillkutikula: Sehr überraschend ist die leichte Löslichkeit der präparierten Kutikula in Wasser und in Salzlösungen (Abb. IV.21). Andere Krebskutikeln besitzen diese Eigenschaft nicht (Welinder 1974 und 1975). Die Ergebnisse zeigen, daß hauptsächlich Mineralbestandteile und Protein in Lösung gehen. Das Chitin dagegen bleibt weitgehend unverändert.

Offensichtlich ist der Mineralanteil chemisch nicht sehr fest



gebunden. Diese Aussage trifft auch auf das Fluorid zu: Adelung et al. (1987) stellten fest, daß das Fluorid kurz vor der Häutung aus der alten Kutikula in das umgebende Medium "herausgewaschen" wird, wenn gleichzeitig die Kutikula enzymatisch angegriffen wird. Fluorid wird aber ebenso wie die anderen mineralischen Bestandteile (s. Tab. IV.7) nicht rückresorbiert (Adelung et al. 1987).

Das Protein ist derjenige Bestandteil, der hauptsächlich vor der Häutung wieder resorbiert wird. Vermutlich kommt die leichte Löslichkeit der Kutikula dieser Eigenschaft entgegen.

Am lebenden Tier verhindert die Epikutikula (Abb. I.4, s.S. 19), daß die darunter liegenden Kutikelschichten vom Außenmedium angegriffen werden. Erst wenn durch die Präparation die Endokutikula freigelegt wird, kann es zu den beschriebenen Lösungsvorgängen kommen. Die Epikutikula dient allgemein bei Arthropoden als Schutz vor Außeneinflüssen (Buchholz, C. et al. 1987). Die bereits frühzeitig angelegte neue Kutikula wird ebenfalls durch die neue Epikutikula vor dem Angriff der Resorptionsenzyme geschützt, die im darüber liegenden sogenannten Exuvialspalt wirksam sind (Passano 1960).

Im Vergleich zu anderen benthischen und halbenthischen Crustaceen ist die Krillkutikula besonders protein- und chitinreich, aber mineralstoffarm. Diese Eigenschaft kann als Anpassung an die rein pelagische Lebensweise der Euphausiiden gewertet werden (s. auch Ballschmieter 1987): Durch den höheren organischen Anteil wird wahrscheinlich das Gewicht der Schale geringer und damit das Schwimmen erleichtert.

Unter den Mineralien ist der Calciumanteil verhältnismäßig hoch (s. Abb. V.22). Nach kürzlichen Analysen kommt Keck (pers. Mittlg.) zu dem Schluß, daß das Calcium fast ausschließlich an Carbonat gebunden ist. Danach muß der größte anorganische Anteil Kalk sein. Das entspricht den Verhältnissen bei anderen Crustaceen (Drach und Lafon 1942, Adelung 1971).

Zusammenfassend kann gesagt werden, daß die Krillkutikula chemisch nicht sehr von dem Grundmuster einer typischen Crustaceenkutikula abweicht: Sie besteht im wesentlichen aus Protein, Chitin und Kalk, allerdings in abweichendem Verhältnis. Die Verschiebung der Verhältnisse von anorganischem zu organischem

Anteil dient der Gewichtsersparnis. Die eigenen ultrastrukturellen Untersuchungen zeigen (Buchholz C. et al. 1987), daß der Kutikelaufbau und die Feinstruktur den Gegebenheiten bei anderen Crustaceen weitgehend entspricht. Aus neueren Untersuchungen geht hervor, daß auch ein hoher Fluoridgehalt nicht allein auf die Euphausiiden beschränkt ist, sondern bei antarktischen und auch nicht polaren Decapoda ebenfalls gegeben ist (Meyer 1986, Bluhm et al. im Druck). Der hohe Fluoridgehalt ist also nicht ungewöhnlich. Allerdings ist die funktionelle Bedeutung des Fluorids bisher völlig unklar (Adelung et. al. 1987).

Die Kutikula nach der Ecdysis: Die neue Exokutikula ist vor der Häutung bereits fertig (Abb. I.5 und Buchholz C. et al. 1987). Nach der Ecdysis geht der Aufbau der Endokutikula sehr schnell (Abb. IV.24) vor sich: Das endgültige Trockengewicht und der Stoffbestand in der Gesamtkutikula sind zu 75% bereits nach 5 bis 6% des Häutungszyklus, entsprechend ca. 24h, erreicht. Zum Vergleich der Aufnahmeraten sind in der Literatur kaum geeignete Angaben zu finden. Welinder (1974) gibt für Astacus fluviatilis an, daß die Zunahme des Trockengewichtes über mehr als 14 Tage, also vergleichsweise langsam, verläuft. Die Mineralisation der Kutikula findet bei Cancer pagurus, Carcinus maenas und Maia squinado in der Größenordnung von mehreren Tagen statt, dauert also ebenfalls deutlich länger (Drach und Lafon 1942).

Interessant ist, daß die Zunahme der Zahl der kutikulären Laminae hinter der Rate der Trockengewichtszunahme und der Stoffeinlagerung anfänglich zurückbleibt (Abb. IV.24). Die jeweiligen Kurven nähern sich erst im Stadium BC. Anscheinend wird das meiste Material in die zuerst angelegten Schichten eingelagert. Dann müssen Schichten folgen, die vom Stoffbestand her weniger kompakt sind. Von Bedeutung ist in diesem Zusammenhang, daß die Rate der Fluorideinlagerung jedoch parallel mit der Vervollständigung der Laminaezahl verläuft. Daraus ist zu schließen, daß in jede neu angelegte Schicht die gleiche Menge Fluor eingelagert wird. Da die Fluoridrate nicht mit der Rate der Mineraleinlagerung korreliert, kann indirekt gefolgert werden, daß das Fluorid an den organischen Anteil der jeweiligen neu gebildeten Schichten gekoppelt ist. Diese Folgerung hat Bedeutung für die Aufklärung der Natur der chemischen

Bindung an die Kutikula. [Die Fluoridbindung wird zur Zeit von Dr. A. Keck (Norweg. Techn. Hochschule, Trondheim) eingehend untersucht].

Die hohen stofflichen Einlagerungsraten der Kutikula entsprechen der schnellen Erhärtung der Kutikula (s. Teil I) und der baldigen Wiederaufnahme der Freßaktivität (Abb. IV.1+2) nach der Ecdysis. Die damit verbundenen physiologischen Leistungen weisen auf einen hohen Umsatz hin. Auch hierin bestätigt sich, wie oben bereits mehrmals erwähnt, daß Euphausia superba keineswegs dem Grundmuster eines polaren Tieres entspricht, das durch geringe metabolische Raten gekennzeichnet ist. Der schnelle Verlauf der direkt häutungsgekoppelten Vorgänge untermauert weiterhin die Hypothese, daß Krill während des Sommers besonders darauf eingerichtet ist, Häutungszyklus an Häutungszyklus zu reihen: Schnelles Längenwachstum scheint daher eine wichtige sommerliche Lebensstrategie zu sein.

Die Kutikula vor der Ecdysis: Ein wichtiger Faktor für energetische Berechnungen ist die Rückresorption von Bestandteilen aus der Proecdysis-Kutikula. Die Rückresorption muß zum Aufbau der neuen Kutikula, die ab Stadium D<sub>1</sub>'' unter der alten angelegt wird, und zum Stoffverlust durch das Abwerfen der Exuvie in Beziehung gesetzt werden. Auch hier ist die Literatur, die für Vergleiche zur Verfügung steht, nur spärlich (vergl. Ross-Stevenson 1985).

Das Ausmaß der Rückresorption soll zwischen dem Stadium D<sub>0</sub>, wenn das Trockengewicht der abpräparierten Pleonkutiukula am höchsten ist, und dem Stadium D<sub>3-4</sub>+, dem Minimum kurz vor der Ecdysis, betrachtet werden (Tab. IV.8, S. 159). Bei E. superba wird 42% des Stoffbestandes der Kutikula rückresorbiert. Drach und Lafon (1942) berechnen zwischen C<sub>4</sub> und der Exuvie eine Trockengewichtsabnahme von 18% im Carapax von C. maenas und von 24% bei Maia squinado. Daran gemessen ist der Resorptionsfaktor des Krills sehr hoch.

Darüber hinaus können noch zwei Angaben für die Rückresorption von Chitin herangezogen werden. Aus Tabellen von Speck und Urich (1971) kann ein Resorptionsverhältnis von 43% für Chitin bei Astacus fluviatilis berechnet werden. Spindler-Barth

(1976) gibt für C. maenas 55% an. Diese Angaben sind auf die Exuvie bezogen. Für Krill wurde zwischen  $D_0$  und  $D_{3-4+}$  dagegen nur 22% festgestellt.

Speck und Urich (1971) geben an, daß das rückresorbierte Chitin ausreicht, um "den gesamten Stoffbedarf für Chitinsynthese und Energiegewinnung in dem Zeitraum 1.5 Tage vor bis 2 Tage nach der Häutung zu decken, in dem der Flußkrebs keine Nahrung aufnimmt." Durch Markierungsexperimente konnten die Autoren (1972) bestätigen, daß das rückresorbierte und in Acetyl-Glucosamin gespaltene Chitin tatsächlich hauptsächlich zur Neusynthese der Kutikula nach der Ecdysis dient, aber auch in den Energiestoffwechsel geschleust wird. Vergleichbares ist bei Krill nicht der Fall: zwar werden 22% der alten Kutikula rückresorbiert, es sind aber in der neuen Kutikula vor der Ecdysis schon 36% des Endwertes nach der Ecdysis in  $D_0$  bereits wieder angelegt (Tab.IV.8, S.159). Das heißt, daß die restlichen 14% dem Stoffwechsel entzogen werden müssen. Daß ein hoher Durchsatz von Chitinbausteinen im zeitlichen Bereich der Ecdysis stattfindet, zeigen die um das ca. 10-fach erhöhten Aminosuckerwerte in der Hämolymphe (vergl. Abb. IV.10).

Größere Bedeutung in der Rückgewinnung von Materialien aus der alten Kutikula hat bei Krill ganz offensichtlich das Protein: 70% des Proteins werden vor der Häutung wieder resorbiert. Nur 1% davon geht in die neue Proecdysis-Kutikula. Folglich können 69% des Proteins in den Energiestoffwechsel zurückgeschleust werden. Damit scheint die Kutikula ein "Energiereservoir" für den Krill darzustellen. Daß tatsächlich größere Mengen an Protein reaktiviert werden, zeigen die Hämolymphe-Werte des Proteins (Abb. IV.6): sowohl kurz vor als auch nach der Ecdysis sind stark erhöhte Proteinwerte meßbar. Dieser hohe Proteinumsatz, der auch die im Vergleich zu anderen Crustaceen (s. vorhergehende S.) insgesamt hohe Gesamtrate der Rückresorption, auf das Trockengewicht bezogen, erklärt, muß vorerst als eine Besonderheit der Euphausiiden angesehen werden: Sie kann weder bei A. fluviatilis noch bei C. maenas eine Rolle spielen, da diese Krebse im Carapax nur einen Proteingehalt von 2.9% (Welinder 1975) bzw. 2.8% (Ballschmieter 1987) aufweisen.

Welche energetische Bedeutung die Proteinresorption haben kann, soll eine Modellrechnung zeigen: Clarke und Morris (1983)

berechneten in Form eines groben Überschlags den täglichen Energieverbrauch für ein adultes Männchen von 51.3 mm Länge ( $\approx 1.028$  g). Bei einem Tier von dieser Größe wird 12.8 mg Protein rückresorbiert. Nach einem Umrechnungsfaktor von Gnaiger und Bitterlich (1984) beträgt der Energiegehalt von tierischem Protein 23.9 kJ/g. Es werden also 0.307 kJ freigesetzt. Der abgeschätzte Grundumsatz des genannten Modelltieres, unter Einbeziehung der Wachstumsleistung und des Stoffverlusts durch die Exuvie, beträgt nach Clarke und Morris (1983) 0.0203 kJ pro Tag. Theoretisch könnte also der Krill von der Menge reaktivierten Proteins 15.1 Tage leben. Man darf jedoch nicht vergessen, daß das Protein in der wachsenden neuen Kutikula wieder ersetzt werden muß, was aber unter Umständen über mehrere Tage erfolgt. Somit kann die neu aufgenommene Nahrung dafür genutzt werden. Eine Rolle in der Überbrückung nahrungsarmer Phasen kann die mögliche Energiegewinnung aus dem rückresorbierten Protein im Winter spielen (s.u.).

Die Stoffbilanz der Kutikula zeigt, daß auch Chitin in nicht unerheblichen Mengen aus der Kutikula zurückgewonnen wird. Dieser Befund deckt sich mit der histologisch feststellbaren Abnahme der Zahl der Kutikulaschichten vor der Häutung, dem gleichzeitigen drastischen Anstieg der chitinolytischen Enzyme und dem Auftreten von Acetyl-Glucosamin in der Hämolymphe. Diese zeitliche Übereinstimmung wird nochmals in dem zusammenfassenden Diagramm in Abb. IV.26. demonstriert. Überraschend in diesem Zusammenhang ist jedoch, daß die Reaktivierung des Proteins in der Stoffbilanz die größere Rolle spielt. Dieses ist vor allem deshalb erstaunlich, weil die Proteaseaktivität in der Kutikula nur gering ist, obwohl die Aktivitäten um die Ecdysis herum etwas erhöht sind. Die intensive Rückresorption des Proteins muß aber mit entsprechender Enzymaktivität korrelieren, wie das auch im Fall des Chitins gezeigt werden konnte.

Als Erklärung kann lediglich angeführt werden, daß der angewandte Test mit Azocasein relativ unspezifisch ist. Daher konnte eine tatsächlich vorhandene Aktivität vielleicht nicht erfaßt werden. Obwohl pH-Optima für die Protease bestimmt wurden, ist es z.B. möglich, daß doch in einem pH-Bereich gemessen wurde, in dem die für die Rückresorption relevanten Enzyme nicht wirksam sind.

Als erster Hinweis auf eine Bestätigung dieser Hypothese kann gelten, daß die pH-Optima von aus Ganztieren isolierten Proteasen bei einem pH von 6-8 für eine Peptidhydrolase und von 8.2 bei einer weiteren Serin-ähnlichen Peptidhydrolase liegen (Osnes und Mohr 1985 a+b). In der hier vorgenommenen Bestimmung wurde dagegen das pH-Optimum bei pH 9 gemessen. Weitere, detailliertere Untersuchungen als sie hier technisch möglich waren, sind notwendig, um diese Frage zu klären.

Die Feststellung, daß die Aktivität der chitinolytischen Enzyme, auf den Häutungszyklus bezogen, sehr früh ansteigt (Chitinase in  $D_0$ ,  $\beta$ -NAG-ase in  $D_1/D_2$ , vergl. Abb IV.16 und 17) führt zu folgender hypothetischer Überlegung: Bereits in  $D_2$  wird ein kleiner Teil des Chitins resorbiert, aber auch erhebliche Mengen an Protein. Die Chitinase könnte als Endoenzym wirksam werden, um die sehr feste Chitin/Proteinmatrix anzugreifen und damit zu lockern. Auf diese Weise wird der Angriff der vermutlich spätestens in  $D_2$  wirksam werdenden Protease erleichtert oder überhaupt erst ermöglicht. Die in  $D_2$  drastisch ansteigende Aktivität des Exoenzyms  $\beta$ -NAG-ase führt sodann zu einer weitergehenden Auflösung der Kutikula. Gleichzeitig muß auch die geforderte Protease ein Wirkmaximum haben.

Chitinase und  $\beta$ -NAG-ase zeigen ein zeitlich übereinstimmendes Maximum in  $D_{3-4}$ : dieses ist auch der Zeitpunkt der intensivsten Chitinresorption wie es die Stoffbestandsbestimmung bestätigt.

Leider sind Analogieschlüsse aus Untersuchungen an anderen Arthropoden in der dargestellten Denkrichtung nicht möglich, da das chitinolytische Enzymsystem noch zu wenig untersucht ist (Spindler und Buchholz 1987). Insbesondere betrifft dies Überlegungen über das bisher hypothetische Zusammenwirken von chitinolytischen und proteolytischen Enzymen.

Wie bisher angegeben, ist die Gesamtresorption, gemessen an der Trockengewichtsabnahme von 42% von  $D_0$  nach  $D_{3-4+}$ , im Vergleich zu anderen Crustaceen sehr hoch. Betrachtet man die weitergehende Trockengewichtsabnahme von  $D_{3-4+}$  bis zur Exuvie (vergl. Tab. IV.8), so fällt auf, daß nur 20% des Gewichts der  $D_{3-4+}$  - Kutikula in der Exuvie wiedergefunden wird. Die restlichen 80% werden hier als

"Verlust" bezeichnet.

Zwei Interpretationen bieten sich an, den Verbleib dieses Stoffanteils zu erklären: Einerseits könnte unmittelbar vor der Ecdysis noch ein großer Teil des Stoffbestandes rückresorbiert werden und damit wieder in den Stoffwechsel zurückkehren. Dieser Anteil wurde durch zu grobe Rastereinteilung des Stadiensystems vielleicht nicht erfaßt. Das würde aber bedeuten, daß der tatsächliche Faktor der Rückresorption noch erheblich höher wäre. In Tabelle IV.9 (S. 161) ist ein Faktor von 88% im Vergleich von BC-Kutikula und Exuvie aufgeführt. Wenn die erste Interpretation allein zuträfe, könnte diese Zahl realistisch sein.

Andererseits könnte zwischen Abwerfen der Kutikula und der Probennahme der Exuvie ein erheblicher Stoffverlust eingetreten sein. Betrachtet man das histologische Bild der Exuvie im Vergleich mit der  $D_0$ -Kutikula (s.S. 168, Abb. IV.27), so zeigt die Exuvie erhebliche Anzeichen einer Disintegration, die für diese Interpretation spricht. Die hohe Enzymaktivität könnte die Kutikula derart angegriffen haben, daß ein großer Teil der Kutikulaschichten sich bereits schon während des eigentlichen Häutungsvorganges und unmittelbar danach geradezu auflöst. Bei E. superba wurde die Exuvie maximal 4 bis 8 Stunden nach der Ecdysis dem jeweiligen Hälterungsgefäß entnommen. Diese Zeit könnte für die vermutete "Auflösung" durchaus ausreichen.

Aus diesem Grund wurden bei der Probennahme bei M. norvegica in halbstündigen Abständen die Exuvien aus den Hälterungsgefäßen abgesammelt. Der Gewichtsunterschied von BC-Kutikula und Exuvie liegt jedoch ebenfalls sehr hoch, nämlich bei 66%. Folglich muß die erste Interpretation zumindestens zum Teil zutreffen: Aller Wahrscheinlichkeit nach wird tatsächlich erheblich mehr Material rückresorbiert, als der Unterschied zwischen  $D_0$  und  $D_{3-4+}$  anzeigt. Andererseits ist damit zu rechnen, daß ein gewisser Stoffverlust zwischen Ecdysis und Probennahme auftritt. Diese Folgerung hat zur Konsequenz, daß zwar ein Resorptionsfaktor zwischen den genannten Stadien für E. superba angegeben werden kann, aber bisher keine endgültigen Zahlen für den Verlust durch die Exuvie vorgelegt werden können.

Konsequenzen hat diese Aussage auch für die bisherigen Literaturwerte über den Stoffbestand der Exuvie: Da aus den Angaben

der anderen Autoren entnommen werden kann, daß die Exuvien noch später nach der Ecdysis aus den Hälterungsgefäßen gesammelt wurden als in der vorliegenden Arbeit, ist mit unkorrekten Literaturdaten zu rechnen. Das heißt, die angegebenen Werte sind zu niedrig. Die erheblichen Unterschiede in den Werten sind offensichtlich auf uneinheitliche Versuchsbedingungen zurückzuführen (vergl. Tab. IV.15). Eingehende Untersuchungen zu diesem Thema sind daher noch notwendig.

Tab. IV.15 Literaturvergleich der Exuviengewichte in Prozent des Trockengewichtes des lebenden Tieres

| Autor               | Art                 | Mittelwert<br>[%] | Max. Zeit nach<br>Häutung [h] |
|---------------------|---------------------|-------------------|-------------------------------|
| =====               |                     |                   |                               |
| Clarke 1976         | <u>E. superba</u>   | 2.8               | 24                            |
| Ikeda & Dixon 1982  |                     | 3.5               | 24                            |
| Segawa et al. 1982  |                     | 8.3               | 24                            |
| Diese Arbeit        |                     | 4.4               | 4-8                           |
| Jerde & Lasker 1966 | <u>E. pacifica</u>  | 10.6              |                               |
|                     | <u>E. recurva</u>   | 10.1              |                               |
|                     | <u>E. gibboides</u> | 7.7               |                               |
|                     | <u>E. eximia</u>    | 6.4               |                               |
| Diese Arbeit        | <u>M. norvegica</u> | 6.6               | 0.5                           |

Die Krillkutikula zu verschiedenen Jahreszeiten: Im Vergleich der Kutikelmensetzungen der Sommer- und Winterproben fällt auf den ersten Blick auf, daß der Proteingehalt in den Winterproben wesentlich höher ist (Abb. IV.25). Bei zwei der drei Winterproben ist das Kutikalgewicht ungewöhnlich hoch. Die folgenden Überlegungen fußen darauf, daß jeweils dasselbe Material im Hinblick auf die Häutungsfrequenz, die Enzymaktivität und die Kutikelmensetzung analysiert wurde.

Wie in Teil II ausführlich diskutiert, nimmt die Häutungsfrequenz während der nahrungsarmen Winterzeit drastisch ab.



Allerdings ist im Verdauungstrakt noch eine erhebliche Enzymaktivität feststellbar (Abb. IV.20). Folglich finden die Tiere doch noch Ernährungsmöglichkeiten. Bedingt durch die verlängerten Häutungszyklen wird mehr Material in die Winterkutikula eingelagert. Hierbei handelt es sich besonders um den Bestandteil, der, energetisch gesehen - wie im vorangegangenen Unterkapitel diskutiert - die größte Rolle spielt: Das Protein. Finden die Tiere über einen längeren Zeitraum keine Nahrung mehr, kann das Kutikelprotein wieder remobilisiert und in den Stoffwechsel zurückgeschleust werden. Die Kutikula stellt dementsprechend ein Energiereservoir dar.

Ein solcher Mechanismus ist von Insekten bekannt: wenn bestimmte Insekten hungern, werden ganze Schichten der Endokutikula, unabhängig vom Häutungsstadium, resorbiert und in den Stoffwechsel rückgeführt (Foster und Webber 1960; Locke 1964). Umgekehrt kann Protein während des gesamten Häutungszyklus in die Kutikula zusätzlich eingelagert werden (Condoulis und Locke 1966).

Für Krill können die hier vorgestellten Ergebnisse zur Energiespeicherung in der Kutikula auf Grund der geringen Probenzahl erst als vorläufig betrachtet werden. Außerdem ist damit zu rechnen, daß die Kutikelzusammensetzung nicht nur jahreszeitlich, sondern auch geographisch variiert (Adelung et al. 1987, Keck, pers. Mittlg.). Da die Proteinrückgewinnung aber durchaus Bedeutung für den Energiestoffwechsel hat, sollte dieses Thema weiter bearbeitet werden - einige Winterproben liegen dazu bereits vor, müssen aber noch weiter ergänzt werden.

## Teil IV Zusammenfassung

### Stoffbestand und Energiestoffwechsel

- 1.) Die häutungsbedingte Unterbrechung der Nahrungsaufnahme ist beim Krill im Vergleich zu anderen Crustaceen extrem kurz.
- 2.) Die Trockengewichtszunahme als Maß für das Gewebewachstum während des Häutungszyklus ist gering: Krill verwendet die Nahrungsenergie weniger für den Gewichts- als vorwiegend für den Längenzuwachs.
- 3.) Die Stoffspeicherung von Lipid und Kohlenhydraten im Häutungszyklus ist minimal: diese energiereichen Substanzen werden kontinuierlich für schnellen Längenzuwachs und die für das ständige Schwimmen aufgewendete Energie umgesetzt.
- 4.) Ist eine Häutung vollzogen, findet kein zusätzliches Streckungswachstum ("Intersegmentales Wachstum") bis zur nächsten Häutung mehr statt.
- 5.) Hohe Glucose- und Aminosuckerwerte kurz vor bzw. nach der Ecdysis zeigen an, daß die Rate der Rückresorption aus der "alten" Kutikula sehr hoch liegt.
- 6.) Hoher ATP-Gehalt und hohe Energiesättigung entsprechen dem hohen Grundumsatz. Die eigentliche Ecdysis verursacht keine große zusätzliche energetische Belastung. Auf diese, wenn auch geringe metabolische Belastung, reagiert das Tier mit erhöhter ATP-Produktion und Energiesättigung.

### Enzyme

- 1.) Erstmals konnte die häutungsgekoppelte Aktivität der chitinolytischen Enzyme im Integument und Verdauungstrakt eines Krebses dargestellt werden.
- 2.) Das Häutungshormon steuert die Produktion der chitinabbauenden Enzyme.
- 3.) Der Aktivitätszyklus dieser Enzyme zeigt Phasen der Rückresorption an. Sie sind sowohl im Sommer als auch im Winter wirksam.
- 4.) Die chitinabbauenden Enzyme fungieren - wie die Proteasen auch - als Verdauungsenzyme. Krill ist dadurch in der Lage, Chitin

pflanzlichen und tierischen Ursprungs zu verwerten. Dieses und die im Häutungszyklus gleichbleibend hohe Aktivität unterstreicht die hohe Kapazität zur Nahrungsausnutzung.

### Die Kutikula

- 1.) Die abpräparierte Kutikula ist von der Seite der Endokutikula her leicht wasserlöslich. Diese Eigenschaft erleichtert die Rückresorption von Stoffen vor der Häutung beim lebenden Tier.
- 2.) Die strukturellen und chemischen Eigenschaften der Kutikula unterscheiden sich nicht grundlegend von denen anderer Crustaceen. Wenig Mineralien, aber ein hoher Protein- und Chitinanteil ermöglichen ein geringeres Gewicht der Schale und unterstützen so die Schwimmfähigkeit.
- 3.) Der stoffliche Aufbau der neuen Kutikula verläuft nach der Häutung extrem schnell. Dieses korreliert mit der hohen sommerlichen Häutungsrate.
- 4.) Die Funktion des Fluorids in der Krillschale bleibt unklar. Möglicherweise ist das Fluorid vorwiegend an den organischen Anteil der Kutikula gebunden.
- 5.) Die Resorptionsrate liegt sehr hoch. Es wird Chitin und vor allem Protein rückresorbiert, während der Mineralanteil, einschließlich des Fluorids, verloren geht.
- 6.) Im Winter steigt der Proteingehalt der Kutikula. Es ergeben sich Hinweise darauf, daß die Kutikula als Energiespeicher fungiert.

### Vergleich des antarktischen und des nordischen Krills

Die Ähnlichkeiten überwiegen bei weitem: hoher ATP-Gehalt und hohe Energiesättigung, Enzymaktivität im Integument und Verdauungstrakt, chemische und strukturelle Eigenschaften des Integuments sowie die hohe Resorptionsrate sind beiden Euphausiiden gemeinsam.

## Schlußbetrachtung

Die Euphausiiden sind vorwiegend pelagisch lebende Krebse. Zumindestens im Südsommer muß der antarktische Krill ständig schwimmen. Seine Umwelt ist durch Temperaturen geprägt, die im Bereich des Gefrierpunkts liegen.

In der folgenden zusammenfassenden Diskussion soll im Vordergrund stehen, welche Anpassungen Euphausia superba an die pelagische Lebensweise und an die polaren Kaltwasserbedingungen, entwickelt hat.

Hilfreich ist der Vergleich mit dem nordischen Krill. Meganvctiphanes norvegica hält sich ebenfalls vorwiegend in der Wassersäule auf. Die hier untersuchte Kattegatt-Population ist aber an einen Temperaturbereich von +1 bis +10 °C adaptiert. Physiologische Befunde, die an der borealen Euphausiide gewonnen wurden, können daher als Entscheidungshilfe dienen, pelagische Anpassungen, die beiden Gattungen gemeinsam sind, von Kaltwasseranpassungen des antarktischen Krills zu trennen.

Dem Thema der Arbeit entsprechend, sollen vor allem häutungsphysiologische Ergebnisse in Betracht gezogen werden.

Zum Schluß muß darauf eingegangen werden, welche Konsequenzen aus den vorliegenden Ergebnissen für eine mögliche Krillnutzung abzuleiten sind.

Zu Beginn sollen also Fragen zur Lebensweise des Krills im freien Wasser diskutiert werden.

Ganz offensichtlich verläuft sowohl die eigentliche Ecdysis als auch der gesamte Häutungszyklus anders als bisher von benthischen oder halbenthischen decapoden Crustaceen bekannt: Zunächst ist durch keinerlei Verhaltensänderungen zu erkennen, ob ein Tier häutungsbereit ist. Die Exuvie wird innerhalb von Sekunden abgestreift, und der Krill schwimmt auch danach scheinbar völlig ungehindert weiter. Ein solches Verhalten ist wichtig, da sonst der Schwarmzusammenhalt empfindlich gestört und der Krill schnell in sauerstoffarme Tiefen absinken würde. Der extrem schnelle Verlauf der Ecdysis ist also der pelagischen Lebensweise angepaßt.

Auffällig ist auch die ungewöhnlich kurze, häutungsbedingte "Freßpause". Sie korreliert mit der kaum eingeschränkten Beweglichkeit während des Häutungsvorganges. Die nur kurz unterbrochene Energiezufuhr entspricht aber auch der hohen Rate der Stoffeinlagerung in die neue Kutikula. Weiterhin ist Krill so in der Lage, seine Kapazität zur Nahrungsausnutzung zu steigern: wenn die Tiere günstige Nahrungsverhältnisse antreffen, kann die Häutungs- und Wachstumsrate erhöht werden. Die Ecdysis selbst behindert die Nahrungsaufnahme dabei kaum.

Auch die Art und Weise der Eireifung erleichtert das pelagische Leben: Die Krilleier entwickeln sich geschützt unter dem Carapax des Weibchens, bis sie so weit gereift sind, daß sie ins Wasser entlassen werden können. Die Larve entwickelt sich sodann im frei schwebenden Ei bis zum Schlüpfen weiter. Der weibliche Organismus wird dadurch erheblich entlastet. Würde Krill, wie viele Garnelen etwa, seine Eier extern anheften, behinderte dies erstens das Schwimmen. Zweitens müßten für eine längere Zeit die Häutungen eingestellt werden, um die Eier nicht zu verlieren. Besäßen die Euphausiiden Bruttaschen wie die Mysidaceen, so würde dieses vielleicht weniger die Schwebefähigkeit beeinträchtigen als vielmehr die Schwimmgeschwindigkeit herabsetzen.

Die interne Eientwicklung ermöglicht es zudem, portionsweise Eier abzulaichen, so daß die Laichrate den wechselnden Ernährungsbedingungen angepaßt werden kann. Vermutlich dient ein weibliches Sexualpheromon dazu, daß die allem Anschein nach ständig begattungsbereiten Männchen, frisch gehäutete, gravide Weibchen erkennen und Spermatophoren übertragen können, so daß für den nächsten Laichschub erneut Sperma zur Verfügung steht. Von großer physiologischer Bedeutung und gleichzeitig entscheidend wichtig für die pelagische Lebensweise scheint mir aber zu sein, daß weiblicher Krill sich während der Eireifung weitgehend ungehindert häuten und somit weiterwachsen kann.

Die eigenen Untersuchungen haben gezeigt, daß Krillschwärme hochkompliziert und sehr variabel zusammengesetzt sind. Die Mechanismen, wie Schwärme entstehen, wie lange sie als Einheit bestehen

bleiben und welche Parameter ihre Zusammensetzung bestimmen, sind weiterhin noch wenig verstanden. Das Schwarmverhalten als solches ist sicherlich durch die pelagische Lebensweise geprägt: Der Schwarm ist als "Gesamtorganismus" anzusehen, der es durch seine Größe erst ermöglicht, Nahrungsquellen zu finden. Treffen Tiere aus einem Randbereich des Schwarms auf erhöhte Phytoplanktonkonzentrationen, schwenkt binnen kurzem der ganze Schwarm in diese Richtung (Kils 1982). Kils (1987) hat zur Beschreibung dieses Verhaltens den Begriff Synchronkinese geprägt.

Recht gut gesichert ist inzwischen, daß unterschiedliche Schwimm- und Sinkgeschwindigkeiten der Einzeltiere im Schwarm "sortierend" wirken. Tiere gleicher Körpergrößen finden auf diese Weise zusammen. In der vorliegenden Arbeit wird die Hypothese aufgestellt, daß auch der physiologische Zustand, d.h. in diesem Fall die Häutungsphase, die Schwimmgeschwindigkeit modifizieren kann. Obwohl - äußerlich gesehen - die Bewegungsfähigkeit sich häutender Tiere kaum behindert scheint, ist doch anzunehmen, daß ihre Schwimmgeschwindigkeit herabgesetzt ist und sich auf diese Weise häutungssynchrone Aggregationen gleicher Schwimmgeschwindigkeit bilden können. Eine experimentelle Prüfung dieser Hypothese unter Verwendung von Strömungstanks wäre technisch sicher möglich. Der Häutungszustand kann jedenfalls als Parameter zur Beschreibung von Gesetzmäßigkeiten und auch der Dynamik von Krillschwärmen mit herangezogen werden (Buchholz 1985, Watkins et al. 1988). Welche Vorteile selektiver oder physiologischer Art häutungssynchrone oder größen- und geschlechtsgleiche Schwärme oder Teilschwärme haben, bleibt vorerst jedoch unklar.

Wendet man sich den polar geprägten Eigenschaften des antarktischen Krills zu, so fällt sofort die Körpergröße ins Auge: E. superba ist der Riese unter den Euphausiiden. Die ungewöhnliche Körpergröße teilt er mit einigen anderen antarktischen Planktonorganismen, wie Copepoden und Chaetognaten (Piatkowski 1987). Auch unter den benthischen Isopoden sind viele Vertreter zu finden, die durch ausgesprochenen Riesenwuchs auffallen.

Riesenwuchs wird häufig als eine polare Eigenschaft gewertet und wird als direkte Folge langsamen Wachstums und langer

Lebensdauer angesehen. Die Ergebnisse dieser Arbeit haben aber gezeigt, daß Krill zumindest im Sommer schnell wächst und seine Wachstumsrate auch nicht langsamer ist als bei Euphausiiden gemäßigter Breiten.

Die Angaben zur Lebensdauer in der Literatur variieren sehr stark. Neuere Ergebnisse sprechen für eine sehr lange Lebensdauer von 5 - 7 Jahren. Sie setzen aber voraus, daß eine lange Winterstagnation des Wachstums auftritt. Die neuesten Erkenntnisse der "Polarstern"-Winterreise stellen dies jedoch erheblich in Frage: wenn Krill sich über Winter unter dem Eis gut ernähren kann, hat dies zur Folge, daß das schnelle Sommerwachstum im Winter keineswegs kompensiert wird und Krill seine Endgröße in nur zwei bis drei Jahren erreichen kann. Das entspräche aber der Lebensdauer der kleineren Euphausiiden aus den gemäßigten Klimazonen, wie M. norvegica und stellte die Sonderstellung des antarktischen Krills in Frage. Folglich läßt sich E. superba nicht ohne weiteres in das starre Schema der Hypothese typisch polarer Anpassung: langsames Wachstum - lange Lebensdauer - Riesenwuchs, pressen.

Zunächst soll jedoch zusammengefaßt werden, auf welche Weise Krill hohe Wachstumsraten erreicht. Das Wachstum ist unmittelbar vom Nahrungsangebot abhängig. Wenn die Tiere optimale Ernährungsverhältnisse antreffen, werden die Häutungsfrequenz und der Größenzuwachs erhöht. Die hier beschriebene Plastizität des Wachstums ist einerseits als Anpassung an die ausgeprägte Saisonalität des Planktonvorkommens zu werten. Die hohe jahreszeitliche Fluktuation der Primärproduktion wird als typisches Erscheinungsbild polarer Gewässer interpretiert. Darauf ist die Physiologie des Tieres offensichtlich gut eingerichtet. Andererseits ist das antarktische Plankton extrem fleckenhaft verteilt. Krill kann die hohe sommerliche Primärproduktion also nur dann optimal nutzen, wenn er das Angebot sofort flexibel in Wachstum umsetzt. Die Plastizität des Wachstums kann man daher als Anpassung an die polaren Verhältnisse werten. Allerdings nicht in dem bisher angenommenen, im vorhergehenden Absatz erwähnten Sinn.

Es konnte nachgewiesen werden, daß Krill, der sich in der freien Wassersäule aufhält, sich auch im Winter weiterhäutet, jedoch

in erheblich längeren Abständen. Verantwortlich dafür ist die Abhängigkeit der Häutungsfrequenz von der Wassertemperatur, abgesehen von dem geringeren jahreszeitlichen Nahrungsangebot. Potentiell ist Krill in der Lage, auch zu schrumpfen, wie die Laboruntersuchungen gezeigt haben. Körpersubstanz könnte so in Energie für den Grundumsatz verwandelt werden. Dieses Phänomen ist sicher eine Funktion der Häutungsplastizität und mag dazu dienen, kurzfristige Hungerphasen, im Sommer bei hohem Energieumsatz, zu überbrücken. Ob es wirklich als langfristige Überwinterungsstrategie anzusehen ist, scheint mir fraglich, da es bisher nur experimentell und nicht durch Freilandanalysen belegt werden konnte. Hälterungsartefakte sind jedenfalls zahlreich. M. norvegica aus dem Kattegatt zeigt keine Längenregression im Winter.

Der antarktische Krill findet wahrscheinlich sowohl in der Wassersäule als auch unter dem Eis selbst im Winter noch Nahrung. Zudem senkt die niedrige Wintertemperatur den Grundumsatz (Clarke 1983), so daß der Energiebedarf zurückgeht. Eine Körperschrumpfung scheint auch deshalb nicht physiologisch notwendig zu sein. Als interessante Beobachtung ergab sich aus den eigenen Arbeiten, daß das Protein in der Kutikula als winterlicher Energiespeicher fungieren könnte.

Energiesparend ist die hohe Rückresorptionsrate von Kutikulamaterial. Sie stellt sich daher als ein wichtiges Merkmal beider Euphausiidenarten dar. Trotzdem ist der Stoffverlust durch die Exuvie erheblich. Hierzu müssen jedoch noch weitergehende Detailuntersuchungen vorgenommen werden.

Die hohe Chitinase- und  $\beta$ -NAG-ase-Aktivität im Verdauungstrakt steigert die Kapazität zur Nahrungsausnutzung wesentlich, ermöglicht sie doch die Verwertung pflanzlichen und tierischen Chitins sommers wie winters. Auch diese Eigenschaft findet sich bei beiden Euphausiiden. Die im Häutungszyklus gleichbleibende Aktivität der Verdauungsenzyme korreliert mit der kurzen häutungsgekoppelten "Freßpause" von E. superba.

Die Vermeidung von Stoffverlusten und die gute Nahrungsnutzung unterstützen die Fähigkeit zu wachsen.

Die weitergehenden Analysen zum Stoffbestand im Häutungs-



zyklus unterstreichen, daß der antarktische Krill im Sommer auf schnelles Wachstum eingerichtet ist: Das interne Gewebewachstum fällt im Häutungszyklus gering aus, da die aufgenommene Nahrungsenergie vorwiegend für den Längenzuwachs verwertet wird. Die energiereichen Lipide und Kohlenhydrate werden aus dem gleichen Grund nicht in Depots gespeichert, sondern direkt umgesetzt, so daß Häutung an Häutung gereiht werden kann. Der hohe ATP-Gehalt und die im Häutungszyklus gleichbleibend hohe Energiesättigung entsprechen der Schwimmleistung, können aber auch als Indiz für den hohen wachstumsbedingten Stoffumsatz im Sommer gewertet werden. Der hohe Stoffumsatz ist gänzlich unerwartet für ein polares Tier.

Direkte Wachstumsuntersuchungen und biochemische Analysen unterstützen sich also gegenseitig in der folgenden Aussage: Krill ist im Sommer, physiologisch gesehen, ideal darauf eingerichtet, schnell zu wachsen. Die große Körpergröße, die er dadurch bald erreicht, ist aber auf den ersten Blick ungünstig für einen Planktonorganismus, da mit zunehmendem Gewicht der Energieaufwand für das ständige Schwimmen steigt.

Andererseits ist auch die Geschwindigkeit der Fortbewegung eine direkte Funktion der Körpergröße. Schnelles Schwimmen ist aber die Voraussetzung, in der Antarktis genügend reiche Phytoplanktonflecken zu finden. Werden günstige Nahrungsverhältnisse angetroffen so können diese sofort in Wachstum umgesetzt werden. Folglich bedingen sich Größe, hohe Schwimmgeschwindigkeit und flexibles Wachstum gegenseitig.

Wahrscheinlich ist in diesem physiologischen Erscheinungsbild ein wesentlicher Selektionsvorteil des antarktischen Krills begründet, der ihn, auf seine Biomasse bezogen, zu einer der erfolgreichsten marinen Arten überhaupt werden ließ.

Abschließend ist festzustellen, daß der nordische Krill überraschend viele physiologische Übereinstimmungen mit seinem antarktischen Verwandten zeigt. Eine Ausnahme ist, daß M.norvegica eine beträchtliche Winterreserve an Lipid einlagert: im Herbst steigt der Gesamtfettgehalt innerhalb von zwei Monaten auf das 2.6-fache. Der Grund dafür ist eine ausgeprägte herbstliche Planktonblüte. Depotbildung im Häutungs- (diese Arbeit) wie im Jahreszyklus

(Clarke 1980) findet bei E. superba jedoch nicht statt. Außerdem bewirkt die Herbstblüte im Kattegatt keinen Wachstumsschub in der Körperlänge beim nordischen Krill, wie man das beim antarktischen Krill erwarten würde, wenn sich die Nahrungsverhältnisse verbessern. Damit wäre ein weiteres Argument dafür gefunden, daß das flexible Wachstum von E. superba tatsächlich eine Adaptation an die polaren ökologischen Bedingungen darstellt.

Davon abgesehen, fällt es schwer, pelagische von polaren Anpassungen im Vergleich der Euphausiiden zu trennen: Beide besitzen einen intensiven Stoffwechsel, die jahreszeitlichen Wachstumsraten sind vergleichbar, auch das Enzymbesteck und die Kutikeleigenschaften wie auch die Kutikelresorption stimmen weitgehend überein. Aus der Ähnlichkeit dieser Parameter kann gefolgert werden, daß die physiologischen Anpassungen an die pelagische Lebensweise dieser Euphausiiden in der Evolution die insgesamt größere Rolle gespielt haben. Vielleicht reicht der Temperaturunterschied des Seewassers zwischen den Klimazonen nicht aus, um auffällige Unterschiede entstehen zu lassen. Sieht man von der warmen Deckschicht in den Tropen ab, so variiert die Wassertemperatur im Durchschnitt nämlich nur von 0 bis 5 °C. Da die Euphausiiden Vertikalwanderer sind, können sie den warmen Deckschichten ausweichen. Auf diese Weise sind die Euphausiiden weltweit an Kaltwasserbedingungen gut adaptiert.

Selbst die kinetischen Enzymeigenschaften beider Euphausiiden, am Beispiel von Chitinase und  $\beta$ -NAG-ase bestimmt, zeigen im niedrigen Temperaturbereich Übereinstimmung von Aktivierungsenergie und spezifischer Aktivität (Spindler und Buchholz 1987). Trotzdem müßten sich die Temperaturen um Null Grad in der Antarktis auf die Enzymkinetik auswirken. Diese detaillierter zu untersuchen, als es hier möglich war, schiene mir ein lohnendes Ziel.

Auf eine mögliche Nutzung der Krillbestände bezogen, ist folgendes anzuführen:

Zur Produktionsberechnung müssen Lebenswachstumskurven zu Grunde liegen. Aquarienuntersuchungen haben in dieser Hinsicht den Nachteil, daß die in der Natur zeitlich und räumlich stark

wechselnden Nahrungsverhältnisse nur schlecht experimentell simuliert werden können. Außerdem sind Hälterungsartefakte zahlreich. Dieser Ansatz wird daher für Produktionsberechnungen unzuverlässig bleiben.

Freilanduntersuchungen können leicht verfälscht werden, da die Krillschwärme sehr variabel in ihrer Zusammensetzung sind. Zahlreiche Proben müssen vorliegen, um ein eindeutiges Bild der Größenverteilung des Krills in einem bestimmten Gebiet zu erhalten.

In die gleiche Richtung wirkt sich die nahrungsbedingte Flexibilität des Wachstums aus: auch die Wachstums- und Altersbestimmung anhand von Längen/Häufigkeitsanalysen in einem bestimmten Gebiet ist nicht unbedingt repräsentativ für eine größere Region.

Die logistischen Probleme der Antarktisforschung bringen es aber mit sich, daß im Vergleich zu anderen Meeresregionen nur beschränkte Probenzahlen für Wachstumsuntersuchungen gewonnen werden können. Eine Extrapolation von kleinen Datensätzen auf die Gesamtproduktion wird jedoch im Falle des Krills besonders große Unsicherheiten beinhalten.

Nach neuesten Befunden spielt das Winterwachstum eine wesentliche Rolle. Das Krillwachstum unter dem Eis zu quantifizieren, dürfte aber eine äußerst schwierige Aufgabe sein.

Die neu gewonnenen Erkenntnisse zur Lebensweise des antarktischen Krills erklären Schwierigkeiten in der Produktionsabschätzung anhand von fischereibiologischen Methoden. Angesichts des verfügbaren Wissens erscheint es mir auch in nächster Zeit nicht vertretbar, ein Kontingent zur Nutzung des Krills festzulegen.

## LITERATURVERZEICHNIS

- Adelung D (1971) Untersuchungen zur Häutungsphysiologie der dekapoden Krebse am Beispiel der Strandkrabbe Carcinus maenas. Helgoländer wiss Meeresunters 22:66-119
- Adelung D, Buchholz F, Culik B, Keck A (1987) Fluoride in Tissues of Krill Euphausia superba Dana and Meganyctiphanes norvegica M. Sars in Relation to the Moults Cycle. Polar Biol 7:43-50
- Alvey NG, Banfield CF, Baxter RI, Gower JC, Krzanowski WJ, Lane PW, Nelder JA, Payne RW, Phelps KM, Rogers CE, Ross GJS, Simpson HR, Todd AD, Wedderburn RWN, Wilkinson GN (1980) Genstat: A general statistical program, 152 pp Oxford: Numerical Algorithms Group Ltd
- Anonymus (1977) SCAR/SCOR Group of Specialists on Living Resources of the Southern Ocean, Biological Investigations of Marine Antarctic Systems and Stocks (BIOMASS) 1:1-79
- Antezana T, Ray K (1983) Aggregation of Euphausia superba as an adaptive group strategy to the Antarctic ecosystem. Ber Polarforsch Sonderh 4:199-215
- Antezana T, Ray K (1984) Active feeding of Euphausia superba in a swarm north of Elephant Island. J Crustacean Biol 4:142-155
- Arnaud PM (1974) Contribution à la bionomie marine benthique des régions Antarctiques et sub-Antarctiques. Tethys 6:(3) 465-656
- Arnould C, Jeuniaux C (1982) Les enzymes hydrolytiques du système digestif chez les Crustacés Pagurides. Cahiers Biol Mar 23:89-103
- Atkinson DE, Walton GM (1967) Adenosine triphosphate conservation in metabolic regulation: rat liver citrate cleavage enzyme. J Biol Chem 242:3239-3241
- Bachler C (1984) Untersuchungen zur Fettanreicherung, Fettsäurezusammensetzung und Nahrungskonkurrenz von Euphausia superba und Meganyctiphanes norvegica. Diss Univ Kiel 133 pp
- Bade ML (1978) Enzymatic Breakdown of the Chitin Component in Insect Cuticle during the Molt. In: Muzzarelli RAA and Pariser ER (Ed) Proc 1st Intern Conf Chitin/Chitosan MIT Cambridge Mass 472-479
- Ballschmieter B (1987) Untersuchungen zur chemischen Zusammensetzung der Kutikula einiger höherer Crustaceen unter dem Gesichtspunkt der Anpassung an ihren Lebensraum. Staats-examensarbeit Univ Kiel 79 pp
- Barlow J, Ridgeway D (1938) Changes in serum protein during the molt and reproductive cycles of the american lobster (Homarus vulgaris). J Fish Res Bd Canada 26:2101-2109

- Barthel D (1984) Adenylate Energy Charge in three Marine Bivalve Species During Anoxia. *Ophelia* 23 (2):155-164
- Bauchau AG, Mengeot JC (1965) Protéases et amylases de l'hépatopancréas des crabes aus cours du cycle de mue et d'intermue. *Ann Soc R Zool Belgique* 95:29-37
- Bergmeyer, HU (1970) Methoden der enzymatischen Analyse. Verlag Chemie Weinheim Bergstraße Bd II 1090-2218
- Bliss E (ed) (1983) The Biology of Crustacea. Vol 5 Internal Anatomy and Physiological Regulation. Academic Press New York London 1-471
- Bluhm R, Culik B, Adelung D (1987) Fluoride concentrations in tissues of benthic Antarctic and Boreal animals. 11pp (eingereicht)
- Boden N (1982) Nachweis der Charakterisierung der Chitinase aus *Drosophila* K<sub>C</sub>-Zellen. Diplomarbeit Univ Düsseldorf 1-102
- Boden N, Sommer U, Spindler KD (1985) Demonstration and Characterization of Chitinases in the *Drosophila* K<sub>C</sub> Cell Line. *Insect Biochem* 15:19-23
- Boyd CM, Heyraud M, Boyd CN (1984) Feeding of the Antarctic Krill Euphausia superba. *J Crustacean Biol* 4(1):123-141
- Boysen E, Buchholz F (1984) Meganyctiphanes norvegica in the Kattegat. Studies on the annual development of a pelagic population. *Mar Biol* 79:195-207
- Bradford M (1976) A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein dye binding. *Anal Biochem* 72:248-254
- Brun GL, Wojtowicz MB (1976) A comparative study of the digestive enzymes in the hepatopancreas of Jonah Crab (Cancer borealis) and rock Crab (Cancer irrogatus). *Comp Biochem Physiol* 53:387-391
- Buchholz C, Pehlemann F-W, Sprang R (1987) The Cuticle of Krill (Euphausia superba) in Comparison to That of Other Crustaceans. *Anal da Academia Brasileira de Ciencias*, 59 Suppl 2
- Buchholz F (1980) Untersuchungen zum Ecdysonstoffwechsel der Strandkrabbe Carcinus maenas L. Diss Univ Kiel 123 pp
- Buchholz F (1980) Studies on the metabolism of ecdysones in the shore crab Carcinus maenas. *Verh Dtsch Zool Ges* 315
- Buchholz F (1982a) The Metabolism of Ecdysone and its Putative Role as the Female Sex - Pheromone in the Green Shore Crab Carcinus maenas L. *Publ CNEXO (Actes Colloq)* 14:35-46
- Buchholz F (1982b) Drach's molt staging system adapted for euphausiids. *Mar Biol* 66:301-305

- Buchholz F (1983) Moulting and moult physiology in krill. In: Schnack SB (ed). On the biology of Euphausia superba. Proc Seminar Rep of the Krill Ecology Group. Bremerhaven (FRG) Ber Polarforsch Sonderh 4 pp 81-88
- Buchholz F (1985) Molt and growth in euphausiids In: Antarctic nutrient cycles and food webs. In: Siegfried WR, Condy P, Laws RM (eds) Proc 4th Symp Antarct Biol. Springer, Berlin 339-345
- Buchholz F, Adelung D (1979) Untersuchungen zur Wirkung von injiziertem 8-Ecdyson auf die Strandkrabbe Carcinus maenas L. Z Naturforsch 34C:608-611
- Buchholz F, Prado-Fiedler R (1987) Studies on the seasonal biochemistry of the Northern krill Meganyctiphanes norvegica in the Kattegat. Helgol Meeresunters 41:1-9
- Bückmann D, Adelung D (1964) Der Einfluß der Umweltfaktoren auf das Wachstum und den Häutungsrythmus der Strandkrabbe Carcinides maenas. Helgol Wiss Meeresunters 10:1-4
- Chang ES, Sage B, O'Connor JD (1976) The qualitative and quantitative determinations of ecdysones in tissues of the crab Pachygrapsus crassipes following molt induction. Gen Comp Endocrinol 30:21-33
- Charmantier-Daures M (1977) Épédonculation et régénération intensive: effets conjoints sur le cycle de mue de Pachygrapsus maromoratus (Crustacé, Décapode), variabilité de l'étape critique de régénération. C R Acad Sci 284 (D7): 655-658
- Clarke A (1976) Some observations on krill (Euphausia superba Dana) maintained alive in the laboratory. Bull Br Antarct Surv 43:111-118
- Clarke A (1977) Lipid class and fatty acid composition of Chorismus antarcticus (Pfeffer) (Crustacea: Decapoda) at South Georgia. J Exp Mar Biol Ecol 28:297-314
- Clarke A (1980b) The biochemical composition of krill, Euphausia superba Dana, from South Georgia. J Exp Mar Biol Ecol 43:221-236
- Clarke A (1984) Lipid content and composition of Antarctic krill, Euphausia superba Dana. J Crust Biol
- Clarke A, Lakhani KH (1979) Measures of biomass, moulting behaviour and the pattern of early growth in Chorismus antarcticus (Pfeffer). Br Antarct Surv Bull 48:61-88
- Clarke A, Morris DJ (1983) Towards an Energy Budget for Krill: The Physiology and Biochemistry of Euphausia superba Dana 69. Polar Biol 2(2):69-86

Cuzin-Roudy J (1987) Gonad History of the Antarctic Krill Euphausia superba Dana During its Breeding Season. Polar Biol 7(4):237-244

Condoulis WV, Locke M (1966) The deposition of endocuticle in an insect, Calpodes ethlius Stoll (Lepidoptera, Hesperidae). J Insect Physiol 12:311-323

Dawson R, Schramm W, Bölter M (1985) Factors Influencing the Production, Decomposition and Distribution of Organic and Inorganic Matter in Admiralty Bay, King George Island. Antarctic Nutrient Cycles and Food Webs (ed by WR Siegfried, PR Condy and RM Laws) Springer Verlag Berlin Heidelberg 109-114

Dehn PF, Haya K, Aiken DE (1985) Adenylate Energy Charge, Arginine Phosphate and ATPase Activity in Juvenile Homarus Americanus During the Molt Cycle. Comp Biochem Physiol 81B(3): 629-633

Dickson GW, Giesy JP (1982) The Effects of Starvation on Muscle Phosphoadenylate Concentrations and Adenylate Energy Charge of Surface and Cave Crayfish. Comp Biochem Physiol 71A:357-361

Drach P (1939) Mue et cycle d'intermue chez les crustacés décapodes. Ann Inst Oceanogr Monaco 19:103-391

Drach P, Lafon M (1942) Etudes biochimiques sur le squelette tégumentaire des décapodes brachyours (variations au cours du cycle d'intermue). Archs Zool exp gen 82:100-118

Drach P, Tchernigovtzeff, C (1967) Sur la méthode de détermination des stades d'intermue et son application générale aux Crustacés. Vie et Milieu, A, 18:595-610

Dunham PJ (1978) Sex pheromones in Crustacea. Biol Rev 53:555-583

Echalier G (1959) L'organe Y et le déterminisme de la croissance et de la mue chez Carcinus maenas (L), Crustacé décapode. Ann Sci Nat Ser 12, Zool Biol Anim 1:1-57

Ellingsen TE (1982) Biokjemiske studier over antarktisk krill. Diss Univ Trondheim 382 pp

El-Sayed SZ, Turner JT (1977) Productivity of the Antarctic and tropical/subtropical regions: a comparative study In: Dunbar MJ (ed) Polar Oceans, Proceedings of the SCAR Polar Oceans Conference, Montreal 1974. Arctic Institute of North America, Calgary pp 463-503

El-Sayed SZ, Weber LH (1982) Spatial and temporal variations in phytoplankton biomass and primary productivity in the south-west Atlantic and Scotia Sea. Polar Biol 1:83-90

- Ettershank G (1983) Age structure and cyclical annual size change in the Antarctic krill Euphausia superba Dana. Polar Biol 2:189-193
- Ettershank G (1984) A new approach to the assessment of longevity in the antarctic krill Euphausia superba. J Crustacean Biol 4(1)295-305
- Everson I (1977) The living resources of the Southern Ocean. Rome FAO United Nations Development Programme, Southern Ocean Fisheries Survey Programme GLO/SO/77/1-156pp
- Foster AB, Webber JM (1960) Chitin Adv Carbohydr Chem 15:371-393
- Fowler SW, Small LF, Keckes S (1971b) Effects of temperature and size on moulting of euphausiid crustaceans. Mar Biol 11:45-51
- Gnaiger E, Bitterlich G (1984) Proximate biochemical composition and caloric content calculated from elemental CHN analysis: a stoichiometric concept. Oecologia (Berl) 62:289-298
- Goodwin TW (Ed) (1977) International Review of Biochemisry, Biochemistry of lipids II Vol 14 Univ Park Press Baltimore
- Hackman RH (1962) Studies on chitin. 5. The action of mineral acids on chitin. Aust J biol Sci 15:526-537
- Hamner WM, Hamner PP, Strand SW, Gilmer RW (1983) Behavior of Antarctic krill, Euphausia superba: chemoreception, feeding, schooling, and moulting. Science 220:433-435
- Hartnoll RG (1982) Growth. In LG Abele (ed) The Biology of Crustacea 2:111-196, New York Academic Press
- Hartnoll, RG (1985) Growth, Sexual Maturity and Reproductive Output. In: AM Wenner (ed) Factors in Adult Growth. Verlag Balkema Rotterdam Boston 101-128
- Hempel G (1970) Antarctic. In: The fish resources of the ocean. FAO Fish Tech Pap 97:197-203
- Henke G (1984) Die Hämolympheproteine der Strandkrabbe Carcinus maenas (L): Ihre Veränderungen im Häutungszyklus und nach Eingriffen in den Hormonhaushalt. Diss Univ Kiel 1-145
- Heywood RB (1985) Environmental conditions in the Antarctic Peninsula. Polar Biol 4:161-170
- Heywood RB, Everson I, Priddle J (1985) The absence of krill from the South Georgia zone, winter 1983. Deep Sea Res 32(3)369-378
- Holm-Hansen O, Huntley M (1984) Feeding Requirements of Krill in Relation to Food Sources. J Crustacean Biol 4(1) 156-173



- Ikeda T (1985) Life history of Antarctic krill Euphausia superba. A new look from an experimental approach. Bull Mar Sci 17:599-608
- Ikeda T, Dixon P (1982) Observations on moulting in Antarctic krill (Euphausia superba Dana). Aust J Mar Freshwater Res 33:71-76
- Ikeda T, Dixon P, Kirkwood J (1985) Laboratory observations of moulting, growth and maturation in Antarctic krill Euphausia superba Dana). Polar Biol 4:1-8
- Ikeda T, Thomas PG (1987) Moulting Interval and Growth of Juvenile Antarctic Krill (Euphausia superba) Fed Different Concentrations of the Diatom Phaeodactylum tricornutum in the Laboratory. Polar Biol 7:339-343
- Ikeda T (1986) Mature Antarctic krill (Euphausia superba Dana) grown from eggs in the laboratory. J Plankton Res (im Druck)
- Jazdzewski K, Dzik J, Porebski J, Rakusa-Suszczewski S, Witek Z, Wolnomiejski N (1978) Biological and Populational studies on krill near South Shetland Island, Scotia Sea and South Georgia in the summer 1976. Pol Arch Hydrobiol 25(3):607-631
- Jegla TC, Ruland C, Kegel G, Keller R (1983) The role of the Y-organ and cephalic gland in ecdysteroid production and the control of molting in the crayfish. Orconectes limosus. J Comp Physiol 152:91-95
- Jerde CW, Lasker R (1966) Molting of euphausiid shrimps: shipboard observations. Limnol and Oceanogr 11:120-124
- Karlson P, Skinner DM (1960) Attempted extraction of crustacean molting hormone from isolated Y-organs. Nature Lond. 185:534
- Keck A (1984) Untersuchungen zum Fluoridhaushalt der Euphausiaceen am Beispiel von Meganyctiphanes norvegica (M. Sars) und Euphausia superba Dana. Diss Christian Albrechts Univ Kiel 131 pp
- Kils U (1979c) Schwimmverhalten, Schwimmleistung und Energiebilanz des antarktischen Krills, Euphausia superba. Ergebnisse der 2. deutschen Antarktis-Expedition des FFS Walther Herwig im Südsommer 1977/78. Diss Kiel 1-147
- Kils U (1979b) Performance of Antarctic krill, Euphausia superba, at different levels of oxygen saturation. Meeresforsch 27:35-48
- Kils U (1982) Size dissociation in Krill swarms. In: Rheinheimer G, Flügel H, Lenz J, Zeitzschel B (eds) Lower organisms and their role in the food web. Kiel Meeresforsch 5:262-3

- Kils U (1983) Swimming and feeding of Antarctic krill, Euphausia superba - some outstanding energetics and dynamics, some unique morphological details. Ber Polarforsch Sonderh 4:130-155
- Kils U (1986) Verhaltensphysiologische Untersuchungen an pelagischen Schwärmen. Schwarmbildung als Strategie zur Orientierung in Umwelt-Gradienten. Bedeutung der Schwarmbildung in der Aquakultur. Habil Univ Kiel 186 pp
- Kinne O (1970) Temperature. In: Marine Ecology Vol 1, O Kinne (ed) Wiley New York pp 407-514
- Klages N (1983) Der nordische Krill Meganyctiphanes norvegica (M. Sars) Nahrung und Ernährungsethologische Aspekte. Diss Univ Kiel 104 pp
- Kock KH (1985) Present Knowledge of Antarctic Marine Living Resources and Means of Ensuring the Compliance with Protection Measures. Wolfrum R (ed) Antarctic Challenge II Duncker & Humblot Berlin 95:47-63
- Lipski M (1982) in: Tokarczyk R (1986) Annual Cycle of Chlorophyll A in Admiralty Bay 1981-1982 (King George. South Shetlands) Pol Arch Hydrobiol 33(2)177-188
- Locke M (1964) The structure and formation of the integument in insects In "The Physiology of Insecta" (M Rockstein ed) Academic Press New York 3:380-470
- Luxmoore RA (1982) Moulting and Growth in Serolid Isopods. J exp mar Biol Ecol 56:63-85
- Macaulay MC, English TS, Mathisen OA (1984) Acoustic characterization of swarms of Antarctic krill (Euphausia superba) from Elephant Island and Bransfield Strait. J Crustacean Biol 16-44
- Mackintosh NA (1967) Maintenance of living Euphausia superba and frequency of moults. Nor Hvalfangst-Tid 56:97-102
- Makarov RR (1979) Size composition and conditions of existence of Euphausia superba Dana (Crustacea, Euphausiacea) in the eastern part of the Pacific sector of the Southern Ocean. Oceanology 19(5):582-585
- Makarov RR (1983) Geographical Aspects in the Investigation of the life History of Euphausia superba Dana. Ber Polarforsch Sonderh 4:47-57
- Makarov RR, Denys CJ (1980) Stages of sexual maturity of Euphausia superba. BIOMASS Handbook Ser 11:1-11
- Marr JWS (1962) The natural history and geography of the Antarctic krill (Euphausia superba Dana). "Discovery" Rep 32:33-464

- Mauchline J (1973) Inter-moult growth of species of Mysidacea [Crustacea]. Mar. biol Ass UK 53:569-572
- Mauchline J (1976) The Hiatt growth diagram for Crustacea. Mar Biol 35:79-84
- Mauchline J (1977a) Growth of shrimps, crabs and lobsters - an assessment. J Cons Perm Int Explor Mer 37:162-169
- Mauchline J (1980) The biology of mysids and euphausiids. Adv Mar Biol 18:1-677
- Mauchline J, Fisher LR (1969) The biology of euphausiids. Adv Mar Biol 7:1-454
- Mauchline J (1985) Growth in Mysids and Euphausiids. In: Wenner AM (ed) Factors in Adult Growth. Balkema Rotterdam Boston 337-354
- McLachlan J, McInnes AG, Falk M (1965) Studies on the Chitan (Chitin:Poly-N-Acetylglucosamine) Fibers of the Diatom Thalassiosira fluviatilis Hustedt. Can J Bot 43:707-713
- Meyer R (1984) Fluoriduntersuchungen an antarktischen Tieren. Diplomarbeit Christian Albrechts Univ Kiel 100 pp
- Miller TA (ed) (1980) Cuticle Techniques in Arthropods. Springer Verlag New York Heidelberg Berlin 1-410
- Morgenstern B (1982) Digitale und analoge Krill-Echolot-Rohdatenerfassung an Bord des Forschungsschiffes "Meteor". Ber Polarforsch 3:1-59
- Morris DJ ((1985) Integrated model of moulting and feeding of Antarctic krill Euphausia superba off South Georgia. Mar Ecol Prog Ser 22:207-217
- Morris D, Keck A (1984) The time course of the moult cycle and growth of Euphausia superba in the laboratory. A preliminary study. Meeresforsch 30:94-100
- Morris DJ , Ricketts C (1984) Feeding of krill around South Georgia. I: A model of the feeding process in relation to depth and time of day. Mar Ecol Prog Ser 16:1-7
- Morris DJ, Priddle J (1984) Observations on the feeding and moulting of the Antarctic krill Euphausia superba Dana, in Winter. Br Antarct Surv Bull 65:57-63
- Morris DJ, Watkins JL (1986) Krill swarms: Does proximity imply similarity? BIOMASS Newsletter 8:6-7
- Morris DJ, Watkins JL, Ricketts C, Buchholz F, Priddle J (1987) An assessment of the merits of length and weight measurements of Antarctic krill Euphausia superba. Br Antarct Surv Bull im Druck

- Murano M, Segawa S, Kato M (1979) Molt and growth of the Antarctic krill in laboratory. Trans Tokyo Univ Fish 3:99-106
- Nicol S (1987) Some limitations on the use of the lipofuscin ageing technique. Mar Biol 93:609-614
- Osnes KK, Mohr V (1985a) Peptide Hydrolases of Antarctic Krill, Euphausia superba. Comp Biochem Physiol 82B(4):599-606
- Osnes KK, Mohr V (1985b) On the Purification and Charakterization of three anionic, Serine-Type Peptide Hydrolases from Antarctic Krill, Euphausia superba. Comp Biochem Physiol 82B(4):607-619
- Passano IM (1960) Molting and its Control. In: Waterman TH (ed) The Physiology of Crustacea Academic Press New York and London 1:473-536
- Passonneau JV, Williams CM (1953) The moulting fluid of the cecropia silkworm. J Exp Biol 30:545-560
- Pianka ER (1970) On r- and K-selection. Am Nat 104:592-597
- Piatkowski U (1987) Zoogeographische Untersuchungen und Gemeinschaftsanalysen an antarktischem Makroplankton. Ber Polarforsch 34:1-150
- Poleck T, Denys CF (1982) Effect of temperature on the molting, growth and maturation of the Antarctic krill Euphausia superba (Crustacea: Euphausiacea) under laboratory conditions.- Mar Biol 70:255-265
- Renaud L (1949) Le cycle de réserves organiques chez les crustacés décapodes. Ann Inst Océanogr 24:259-357
- Rosenberg AA, Beddington JR, Basson M (1986) Growth and longevity of krill during the first decade of pelagic whaling. Nature 324:152-153
- Ross Stevenson J (1985) Dynamics of the Integument. In: Bliss DE, Mantel LH (eds) The Biology of Crustacea. Academic Press 9:1-42
- Ross RM, Quetin LB (1983) Spawning frequency and fecundity of the Antarctic krill Euphausia superba. - Mar Biol 77:201-205
- Sachs L (1982) Angewandte Statistik. Springer Berlin 545 pp
- Saether, O, Mohr V (1987) Chemical composition of North Atlantic krill. Comp Biochem Physiol 88B:157-164
- Sahrhage D (1986) Participation of the Federal Republic of Germany in SIBEX and CCAMLR activities on Antarctic marine living resources. Arch Fischereiwiss 37:(1)3-24

- Sannan T, Kurita K, Iwakura Y (1975) Studies on Chitin 1: Solubility change by alkaline treatment and film casting. Kern W (ed) Die makromol Chem, Hüthig u. Wepf Verlag Basel 176:1191-1195
- Sannan T, Kurita K, Iwakura Y (1975) Studies on Chitin 2: Effect of deacetylation on solubility. Kern W (ed) Die makromol Chem, Hüthig u. Wepf Verlag Basel 177:3589-3600
- Schneider A (1983) Verbreitung und Ökologie des Phytoplanktons im atlantischen Sektor der Antarktis. Diss Christian-Albrechts Univ Kiel 1-125
- Seifert P (1982) Studies on the Sex Pheromone of the Shore Crab, Carcinus maenas, with special Regard to Ecdysone Excretion. Ophelia 21(2):147-158
- Segawa S, Kato M, Murano M (1983) Growth, moult and filtering rate of krill in laboratory conditions. Proc Natl Polar Res (spec issue) 27:93-103
- Siegel V (1986) Untersuchungen zur Biologie des antarktischen Krill, Euphausia superba, im Bereich der Bransfield Straße und angrenzender Gebiete. Mitt Inst Seefisch Hamburg 38:1-244
- Skinner DM (1985) Molting and Regeneration. In: Bliss DE, Mantel LH (eds) The Biology of Crustacea, Academic Press 9:43-146
- Skjoldal HR, Bamstedt U (1976) Studies of the deepwater pelagic community of Korsfjorden, western Norway. Adenosine phosphates and nucleic acids in Meganyctiphanes norvegica (Euphausiacea) in relation to the life cycle. Sarsia 61:1-14
- Sokal R, Rohlf F (1969) Biometry. Freeman and Co., San Francisco 1-432
- Speck U, Urich K (1971) Quantitative Bedeutung der Reservestoffe für Chitinsynthese, Energiestoffwechsel und osmotische Vorgänge während der Häutung des Flußkrebses Orconectes limosus. Z vergl. Physiol 71:286-294
- Speck U, Urich K (1972) Resorption des alten Panzers vor der Häutung bei dem Flußkrebs Orconectes limosus. Schicksal des freigesetzten N-Acetylglucosamins. J comp Physiol 78:210-220
- Speck U, Urich K, Hahmann R (1972) Der Stoffbestand des Flußkrebses Orconectes limosus. Jahreszyklus und Organverteilung. J comp Physiol 77:287-305
- Speck U, Urich K, Herz-Hübner U (1972b) Nachweis einer Regulation der Glucosaminbildung bei dem Flußkrebs Orconectes limosus zur Zeit der Häutung. Z vergl Physiol 76:341-346

- Spindler KD (1974) Probleme einer vergleichenden Häutungsphysiologie der Crustaceen. Habil Christian Albrechts Univ Kiel 1-55
- Spindler KD, Adelung D, Tchernigovtzeff C (1974) A comparison of the methods of molt staging according to Drach and to Adelung in the common shore crab, Carcinus maenas. Z Naturforsch. 29c:754-756
- Spindler KD, Buchholz F (1987) Demonstration and characterization of chitin degrading enzymes from two euphausiids, Euphausia superba and Meganyctiphanes norvegica, with special regard to temperature adaptation. Pol Biol (zum Druck angenommen)
- Spindler-Barth M (1976) Changes in the Chemical Composition of the Common Shore Crab, Carcinus maenas, during the Molting Cycle. J comp Physiol 105:197-205
- Stein M (1979) Stratification and Currents off Elephant Island in Early February 1976. Meeresforsch 27:75-87
- Tokarczyk R (1986) Annual Cycle of Chlorophyll A in Admiralty Bay 1981-1982 (King George. South Shetlands) Pol Arch Hydrobiol 33(2):177-188
- Travis DF (1955) The molting cycle of the spiny lobster Panulirus argus Latreille. II Pre-ecdysial histological and histochemical changes in the hepatopancreas and integumental tissues. Biol Bull 108:88-112
- Tchernigovtzeff C (1965) Multiplication cellulaire et régénération au cours du cycle d'intermue des crustacés décapodes. Arch Zool Exp Gén 106(3):377-497
- Van Herp F, Bellon-Humbert (1978) Setal Development and Molt Prediction in the Larvae and Adults of the Crayfish, Astacus leptodactylus (Nordmann, 1982). Aquaculture 14:289-301
- Van Wormhoudt A, Le Gal Y, Ceccaldi HJ (1972) Sur l'activité des enzymes digestives au cours du cycle d'intermue chez Palaemon serratus. C r hebdomadaire Séances Acad Sci Paris 274:1337-1340
- Verschraegen K, Herman PMJ, Van Gansbeke D, Braeckman A (1985) Measurement of the adenylate energy charge in Nereis diversicolor and Nephtys sp. (Polychaeta:Annelida). Mar Biol 86:233-240
- Voss J (1982) Sauerstoffverbrauch des Antarktischen Krill, Euphausia superba. Dipl Arbeit Kiel 95 pp
- Walne PR, Mann R (1975) Growth and biochemical composition in Ostrea edulis und Crassostrea gigas. In: Ninth Europ Mar Biol Symp. Ed. by Harold Barnes. Aberdeen Univ Press Aberdeen 587-607

- Watkins JL, Morris DJ, Ricketts C (1985) Nocturnal changes in the mean length of a euphausiid population: vertical migration, net avoidance, or experimental error? Mar Biol 86:123-127
- Watkins JL, Morris DJ, Ricketts C, Priddle (1986) Differences between swarms of Antarctic krill and some implications for sampling krill populations. Mar Biol 93:137-146
- Watkins JL (1988) Morris DJ, Ricketts C, Buchholz F, Priddle J Sampling Strategies for Monitoring Krill Populations. Proc 5th Symp Antarct Biol (Vortrag eingereicht)
- Welinder BS (1974) The crustacean cuticle - I. Studies on the composition of the cuticle. Comp Biochem Phys 47A:779-787
- Welinder BS (1975) The crustacean cuticle - II. Deposition of organic material in the cuticle of Astacus fluviatilis in the period after molting. Comp Biochem Phys 51B:409-416
- Zielkowski R, Spindler KD (1978) Chitinase and Chitobiase from the Integument of Locusta migratoria: Characterization and Titer during the Fifth Larval Instar. Insect Biochem 8:67-71